TITRES

ET

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. Étienne RABAUD

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PARIS

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

49, boulevard Saint-Michel (V^{e})

—

1922

TITRES ET FONCTIONS

1898. Docteur ès sciences naturelles.

1898. Docteur en médecine.

1894-1899. Préparateur du laboratoire de Tératologie à l'Ecole des Hautes Etudes.

1895-1905. Chef de travaux d'anatomie pathologique à la Faculté de Médecine (Clinique des maladies mentales).

1903. Préparateur au laboratoire d'Evolution des Etres organisés (Hautes-Etudes) de la Faculté des Sciences de Paris.

1907. Maître de Conférences de Tératologie à la Faculté des Sciences de Paris.

1909-1919. Directeur-adjoint de la Station zoologique de la Faculté des Sciences à Wimereux.

1917. Chargé du cours de Biologie expérimentale à la Faculté des Sciences de Paris.

1919. Professeur-adjoint. } à la même Faculté.

1921. Professeur sans chaire. } à la même Faculté.

1914-1921. Examinateur suppléant d'admission à l'Ecole spéciale militaire.

1908. Membre de la Société de Biologie.

1915. Président de la Société entomologique de France.

1919. Président de la Société de Psychologie.

1921. Président de la Société zoologique de France.

1915-1917. Pendant la guerre : médecin traitant à l'hôpital complémentaire du Grand Palais.

PREMIÈRE PARTIE

EXPOSÉ GÉNÉRAL

Quels que soient la technique et le mode de recherche utilisés, les travaux dont l'exposé suit visent un même but et dérivent de la même préoccupation : le mécanisme et le déterminisme des phénomènes vitaux. Cette préoccupation apparaît déjà dans les productions de la prime adolescence, qui ne méritent pas, sans donte, de figurer dans une liste de travaux scientifiques, qui peuvent, du moins, être signalées pour souligner les origines et les tendances de tout un ensemble de recherches. Ce sont des notes, de très courtes notes souvent, accueillies dans la *Feuille des jeunes naturalistes* et dans le *Naturaliste* à partir de 1884, où sont consignés les résultats d'observations, même d'expériences simples, sur divers animaux, en particulier des Insectes.

Les incidents divers qui dirigent la vie d'un étudiant, sans changer mon orientation générale, m'ont mis en présence d'un autre matériel de recherches en me conduisant vers le laboratoire de Mathias-Duval, à la Faculté de Médecine de Paris. J'y fus initié aux pratiques variées de la technique histologique, à l'étude des tissus, et je trouvai bientôt l'occasion d'appliquer les connaissances ainsi acquises à l'étude de l'histologie normale et pathologique du système nerveux, en qualité de préparateur, puis de chef de travaux, à la Clinique des maladies mentales. L'obligation où je fus de

creuser ce sillon m'a familiarisé avec des notions dont j'ai trouvé, par la suite, l'utilisation dans un domaine tout différent.

Néanmoins, c'est vers l'embryologie que m'engageait plus spécialement l'influence de Mathias-Duval. Recommandé par lui, je devins, en 1894, préparateur de Dareste, qui continuait, sans trève, ses recherches d'embryologie anormale. Auprès de cet homme éminent et d'une excessive modestie, j'ai passé cinq années de travail fructueux. Dareste était un observateur minutieux et précis ; mais, déjà fort âgé, il n'avait pas suivi les progrès de la technique. Ignorant le procédé des coupes et la diversité des colorants, il examinait *in toto* les embryons vivants ou imbibés de teinture d'iode. Réduites à elles-mêmes, ces pratiques ne suffisaient pas. Elles n'étaient pas, toutefois, négligeables. Je ne tardai pas à constater qu'elles éclairaient fort heureusement les observations faites sur des coupes en série, savamment imprégnées des couleurs les plus variées. Et je me rendis compte que si, entraîné par ces procédés faciles, j'avais débité en tranches minces et étudié beaucoup d'embryons, j'avais à peine regardé un embryon dans son ensemble. C'est cette observation patiente que Dareste pratiquait. A l'entendre et à le suivre, on comprenait très vite que le microtome, loin d'exclure les procédés anciens, ne faisait que les compléter ; qu'il fallait, avant toutes choses, connaître, dans son aspect extérieur et dans son fonctionnement, l'objet à étudier.

La technique ainsi comprise donnait tout son rendement à l'étude des embryons anormaux. En contrôlant par des coupes sériées les renseignements que fournit l'examen *in toto*, et réciproquement, on devait forcément aboutir à des résultats nouveaux. Du même coup, l'intérêt de la Tératogénèse grandissait, moins au point de vue descriptif qu'à celui des problèmes qu'elle soulève. C'est dans cet esprit que j'abordai l'étude des embryons anormaux et réuni les matériaux d'un premier mémoire, ma Thèse pour le Doctorat ès-sciences.

Dareste mourait peu après, et son laboratoire disparaissait

avec lui. Alfred GIARD voulut bien recueillir le préparateur sans chef et sans service. A vivre au contact de ce maître bienveillant et charmant, qui répandait autour de lui une atmosphère de vie et de pensée, toutes les aspirations du naturaliste redevinrent bientôt l'axe de mon activité. La Tératogénèse m'apparut alors ce qu'elle est en réalité, un point de départ solide et une matière féconde pour l'étude des phénomènes biologiques. Non seulement elle permet de comprendre le mécanisme d'un certain nombre de processus « normaux », mais encore, et surtout, elle permet, dans une mesure appréciable, l'analyse des processus fondamentaux de l'ontogénèse dans son ensemble et montre l'étendue possible des variations. Sur ces questions, l'étude des embryons normaux d'une espèce quelconque, et pas davantage les études de morphologie comparée, ne suggèrent — et n'ont suggéré — d'idées exactes, même approchées. Se fondant sur des données insuffisantes, les biologistes admettent, sans discussion, qu'une variation quelconque résulte d'un Arrêt ou d'un Excès de développement. Suivant eux, tous les animaux sont construits sur un plan commun dont ils ne s'écartent pas, mais qu'ils réalisent d'une façon plus ou moins complète. Dès mes premières recherches sur les embryons *omphalocéphales*, je fus aux prises avec cette conception et, victime de l'argument d'autorité, je m'attardai à en trouver confirmation dans mes préparations. J'avais sous les yeux un processus singulier, sans aucun rapport avec un arrêt ou un excès de développement, mais qui correspondait, sans aucun doute, à un développement autre que le normal. Mes recherches ultérieures sur les Cyclocéphaliens, le Spina bifida, la Symélie, les Anidiens, l'Ourentérie, montrèrent des processus non moins distincts d'un processus d'arrêt ou d'excès.

Alors s'imposa comme un fait l'idée que la différenciation des cellules n'est en aucune façon prédéterminée, ni limitée par une influence inhérente à l'organisme et extérieure aux contingences. Les cellules ne subissent pas une destinée fatale

dès le moment où l'œuf existe, elles acquièrent des différenciations diverses en fonction des circonstances actuelles, celles-ci comprenant à la fois l'organisme et le milieu.

Je fus également conduit à constater l'établissement, au cours de l'évolution embryonnaire, de liens très étroits entre diverses ébauches (rétine et cristallin, rétine et fossettes olfactives, estomac et foie, parties d'un monstre double). Cette seconde constatation s'accordait nécessairement avec la première. En effet, parmi les conditions actuelles, il faut compter l'influence que les cellules exercent les unes sur les autres. Chacune d'elles, en puisant des matériaux nutritifs ou en rejetant les produits du métabolisme dans les milieux intérieurs, modifie forcément ces milieux, et, par suite, les conditions de vie des éléments en relation avec eux. Suivant la façon dont les milieux internes se relient les uns aux autres, suivant le sens de la circulation, les déchets d'un groupe cellulaire vont dans une direction ou dans une autre et exercent leur action sur tel ou tel autre groupe cellulaire. Avant toute apparition de système nerveux et d'appareil vasculaire, les diverses parties de l'organisme sont ainsi liées entre elles par un lien d'ordre évidemment chimique. De cette conception, résulte une théorie de l'ontogénèse que, le premier, je crois, j'ai formulée en 1904. Elle s'accorde d'ailleurs fort bien avec des faits sur lesquels on a beaucoup insisté depuis, touchant le rôle des secrétions internes. Les phénomènes de croissance, l'apparition des caractères sexuels secondaires ne sont que des cas particuliers, le prolongement dans la vie post-embryonnaire, du processus général de l'embryogénèse.

Le lien chimique qui unit entre elles toutes les parties de l'organisme dépend de la formation de milieux internes ; celle-ci découle de la segmentation elle-même. En se groupant d'une manière ou d'une autre, les blastomères isolent, aux dépens du milieu extérieur commun, un premier milieu interne. Dès que ce milieu existe, les conditions d'échanges des blastomères se modifient et tous les processus consécutifs en reçoivent le contre-

coup. Ce premier milieu se fragmente en milieux secondaires de plus en plus nombreux, réalisant des conditions locales qui interviennent dans la différenciation cellulaire. La composition du premier milieu, ses effets immédiats et médiats, sont, à tout instant, fonction de la constitution de l'œuf au moment où la segmentation a commencé ; la composition des milieux secondaires dérive de celle du premier et de tous les incidents qui peuvent survenir avant et pendant sa formation. Il suffira d'une modification quelconque des influences externes au début de la segmentation pour entraîner une ontogénèse entièrement différente de l'ontogénèse normale.

Les influences qui interviennent sont nécessairement d'ordre physico-chimique. C'est là une notion de première importance, peu en accord avec les idées en cours à la fin du siècle dernier et qui conservent encore une certaine valeur aux yeux de bien des biologistes. Ceux-ci attribuent une importance prépondérante aux agents mécaniques, ce terme étant pris dans son sens strict ; tout spécialement ils voient dans la compression amniotique l'origine du plus grand nombre des anomalies. L'étude attentive des embryons anormaux m'a prouvé l'inexactitude de ce point de vue. Chez ces embryons, l'amnios est généralement normal ou absent ; lorsqu'il est étroit et enserre le corps, il ne détermine ni un arrêt de croissance ou de développement, ni une variation quelconque des différenciations il provoque une déformation incohérente. S'accroissant dans une enveloppe peu extensible, le corps se plie et se replie, se tasse d'une manière quelconque ; c'est là, du reste, le résultat des actions mécaniques, quelles qu'elles soient.

En fait, les anomalies ne peuvent résulter que d'une modification survenue dans les échanges que l'embryon effectue avec le milieu et qui règlent les différenciations des divers éléments cellulaires. Il faut donc voir dans ces anomalies, non plus des variations simplement quantitatives d'une ontogénèse normale, qui serait une ontogénèse nécessaire, mais des variations de tous ordres, pouvant s'écarter à un degré considérable de l'état

dit normal ; chacune d'elles représente autant d'ontogénèses possibles, certaines conditions étant données. L'intérêt de ces ontogénèses est d'autant plus grand qu'elles peuvent être adaptatives, c'est-à-dire compatibles avec l'existence. A ce propos, j'ai tout spécialement insisté sur la différence qui existe entre un anormal et un malade. Les deux états n'ont, en principe, rien de commun. Les tissus anormalement différenciés sont des tissus sains, dont les échanges avec l'extérieur s'effectuent régulièrement de la même manière que des tissus normalement différenciés ; les tissus malades sont, au contraire, des tissus dont les échanges s'effectuent mal et se détruisent progressivement. Un anormal peut-être un malade au même titre qu'un normal, mais sa maladie ne découle pas nécessairement de son état anormal.

L'étude de l'embryologie anormale est donc une étude de la variation, quant à ses processus et à ses causes. Étant cela, elle fournit des termes de comparaison solides pour discuter la valeur des « lois » établies sur les faits d'anatomie comparée. J'ai pu montrer, dans ma « Tératogénèse », que les lois « des connexions », du « balancement organique », de la « constance des parties périphériques », de la « variabilité des parties multiples » ne correspondaient à aucune réalité. — L'étude de l'embryologie anormale pourrait être aussi une étude de l'évolution. Pour qu'elle le soit, il faut que les variations se transmettent d'une génération à l'autre. S'il n'en est pas ainsi pour toutes, beaucoup d'entre elles, néanmoins, sont héréditaires : l'étude acquiert de ce fait une véritable ampleur.

Bien plus, elle soulève en même temps la difficile question du mécanisme et de la nature de l'hérédité. Après avoir donné lieu, pendant des siècles, à des considérations imprécises fondées sur les apparences superficielles, l'Hérédité a fait l'objet de réflexions approfondies de la part de Weismann, de recherches précises de la part de Naudin et de Mendel. Etablissant une distinction entre les variations qui résultent de la fécondation

et celles qui résultent de l'action du milieu, WEISMANN admet que les premières seules se perpétuent, tandis que les secondes sont strictement individuelles. En outre, WEISMANN suppose que l'organisme est constitué par un agrégat de particules correspondant chacune à des parties définies. Les variations ne seraient que des combinaisons diverses de ces particules. Les recherches de NAUDIN, celles de MENDEL et de nombreux travailleurs à leur suite, en fournissant des faits précis sur les processus de continuité et de similitude, parurent apporter un appui aux conceptions weismanniennes. Les processus d'embryologie anormale connus ne paraissaient guère cadrer avec cette idée de prédestination attribuée aux éléments embryonnaires, ni davantage avec l'idée que les variations dues à l'influence du milieu ne durent pas plus que l'individu. Je fus ainsi entraîné à essayer de me rendre compte des faits héréditaires et à commencer quelques expériences. Ces premiers essais sont devenus le point de départ d'expériences prolongées pendant neuf années, dont les résultats ont été consignés, outre diverses publications préliminaires, dans un volumineux mémoire.

Tout en retrouvant les faits essentiels découverts par NAUDIN et par MENDEL et confirmés par un grand nombre d'expérimentateurs, mon attention a été retenue par divers faits nouveaux ou qui, du moins, avaient paru négligeables. Progressivement, j'ai été amené à repousser les théories régnantes, dérivées de WEISMANN, suivant lesquelles l'organisme renfermerait un nombre incalculable de « facteurs » déterminant les divers « caractères » morphologiques ou physiologiques. J'ai été, bien au contraire, amené à concevoir l'organisme comme un tout, dont les parties, loin de conserver une complète autonomie intéragissent constamment les unes avec les autres. Les dispositions morphologiques, si délimitées paraissent-elles être, le fonctionnement des organes, ne sont que le résultat de la constitution globale d'une substance vivante déterminée. Assurément, les parties constitutives varient, mais tout changement de l'une d'elles se répercute sur l'ensemble, et réciproque-

ment. L'influence du milieu se fait nettement sentir sur les manifestations héréditaires, et les résultats d'un croisement dépendent de toutes les conditions qui y président.

Cette influence s'exerce à tout instant. C'est elle qui règle les effets de toute fécondation. On dit couramment que, dans un croisement quelconque, l'un des conjoints *domine* l'autre et que les caractères du premier apparaissent seuls chez les descendants immédiats. Ce résultat provient des différences d'ordre physico-chimique qui séparent les conjoints, et qui existent, à des degrés divers, dans toute fécondation. Cette *hétérogénéité* des gamètes s'accentue ou diminue en fonction du milieu et intervient dans tous les processus héréditaires qui se succèdent d'une génération à l'autre.

Concevoir l'organisme comme un tout et fonder cette conception sur les faits a des conséquences, non seulement au point de vue du mécanisme de l'hérédité, mais aussi au point de vue de l'explication de l'hérédité des *caractères acquis*, question en général mal posée et, partant, incompréhensible. Qu'un « caractère » nouveau, intéressant une partie isolée de l'organisme, puisse se retrouver chez les descendants, c'est-à-dire dans les gamètes de l'individu modifié, paraît inexplicable; mais que l'on envisage, non plus un *caractère*, mais une *constitution* d'ensemble, le processus devient parfaitement clair.

L'hérédité et la variation ont directement trait au processus de l'évolution. Montrer, en effet, l'hérédité d'une constitution acquise revient à montrer la réalité de la diversification des êtres organisés. Ce point acquis, la question du mécanisme de l'évolution reste pendante. En ce qui concerne ce mécanisme, la solution souvent admise est celle de la sélection de variations « avantageuses ». Les organismes les « mieux doués » pour la concurrence vitale persisteraient, les autres disparaissant. Des objections diverses ont été faites à la sélection ainsi comprise.

J'en ai abordé l'étude en examinant la valeur des « moyens de défense ». J'ai constaté que les exemples les plus classi-

ques de Mimétisme ou d'Homochromie ne résistaient pas à un examen critique un peu serré et que nous nous trouvions en présence d'une théorie imprégnée d'anthropomorphisme. A l'aide de faits nouveaux, il m'a été possible de prouver que ces prétendus « moyens de défense » arrêtent surtout des « ennemis » imaginaires. La même démonstration s'applique à d'autres moyens de défense (feuilles roulées, galles) et met en évidence, pour les galles en particulier, la signification véritable de ces productions : ce sont des réactions banales des tissus, dont les conséquences sont infiniment diverses et ne sont jamais utiles à l'organisme qui les détermine.

A la même conclusion conduit l'analyse expérimentale de diverses attitudes, telle que la « simulation de la mort » considérée par la majorité des biologistes comme un véritable moyen de défense, sous prétexte que nombre d'animaux s'abstiennent de manger les proies mortes ou sont dupés par l'immobilité. Ces affirmations ne reposent sur aucun fait dûment constaté. On a quelque peine à croire qu'un prédateur quelconque soit exclusivement guidé par la vue et ne flaire pas une chair vivante, malgré son immobilité. Mais ce qui lève toute incertitude, c'est que la propriété d'être immobilisé n'est pas spéciale à quelques animaux. On immobilise les Arthropodes par des excitations appropriées, et les Vertébrés possèdent des réflexes analogues. L'immobilisation n'est qu'un réflexe sensitivo-moteur banal, auquel s'oppose un réflexe mobilisant que mettent en action des excitations portant, elles aussi, sur des parties déterminées du corps.

Il ne s'agit donc plus de « moyens de défense », mais d'un processus qui domine l'activité normale des animaux. Tous sont sonmis aux excitations qni, directement ou non, viennent du dehors. Suivant que les excitations motrices l'emportent sur les immobilisantes, ou inversement, l'animal se déplace ou reste en repos.

Des prétendus moyens de défense, aucun n'est efficace. Dès lors, le problème à résoudre est le suivant ; les organismes

vivent aux dépens les uns des autres et s'entredétruisent ; néanmoins, de chacune des espèces qu'ils constituent persiste constamment un nombre d'individus suffisant pour maintenir la vie de l'espèce. Comment cela se fait-il ? La solution du problème de la *Vie et de la Mort des Espèces* réside, à mon sens, dans une question de chance. Les organismes ont des propriétés diverses en fonction desquelles ils subissent attractions ou répulsions. Entraînés dans une direction ou dans une autre, ils sont soumis à une redistribution permanente. En conséquence, ils s'éloignent ou se rapprochent les uns des autres, s'entrecroisent de toutes les manières. Le résultat des rencontres dépend de l'affinité qu'ils ont les uns pour les autres. Si de deux organismes, l'un attire l'autre, le premier deviendra généralement la victime du second. Naturellement, un grand nombre de conditions règlent la redistribution. Il s'ensuit que les rencontres mettent en présence les organismes les plus divers avec une fréquence infiniment variable et que les destructions portent au hasard des espèces en présence. Toutes les chances sont pour que persiste toujours un certain nombre d'individus de l'une quelconque des espèces.

Quant aux influences qui déterminent l'activité normale, les déplacements, la redistribution des organismes et leur comportement, elles ont fait l'objet d'observations multipliées, dont celles de Réaumur restent le modèle. Mes recherches sur la *Vie et la Mort des Espèces* m'ont directement et nécessairement conduit à m'occuper également de ces influences ; les résultats obtenus sur la Simulation de la mort s'y rapportent tout spécialement. Mais le comportement est souvent fort complexe et son étude analytique semble particulièrement difficile dans l'état actuel de nos connaissances.

Cette étude n'est cependant pas impossible, et les faits acquis dans ces toutes dernières années montrent ce que l'expérimentation peut rendre dans ce domaine. Le comportement réside dans un ensemble de mouvements coordonnés,

auxquels s'appliquent, suivant les auteurs, les termes de réflexes, de tropismes, d'instinct. Toute une école, à la suite de J. Lœb, s'efforce de ramener l'instinct aux tropismes ; elle donne des tropismes une conception très simple, qui consiste à les identifier au tonus musculaire. Or, en reprenant l'analyse des faits, on s'aperçoit rapidement que tous ne se confondent pas avec des tropismes ; et même en considérant les tropismes comme des réflexes, on ne saurait admettre que tous les réflexes soient des tropismes. La question n'est pas simple. Si nombre de philosophes et quelques naturalistes ont porté sur elle leurs réflexions, très peu l'ont abordée par le côté expérimental, le seul utile en la circonstance.

C'est précisément ce que je me suis efforcé de faire et j'ai obtenu des résultats importants, aussi éloignés de la conception de Lœb que de celle des vitalistes, pour qui l'instinct est un stimulus interne menant l'organisme en dépit des contingences. Tout en poursuivant mes recherches, j'ai constaté qu'il n'y avait aucune assimilation possible entre le tonus musculaire et les phénomènes d'orientation connus sous le nom de tropismes. Ceux-ci sont un processus nerveux, sans relation nécessaire avec la symétrie des excitations, contrairement aux affirmations de Lœb ; le tonus musculaire n'entre donc que d'une manière accessoire dans le comportement.

Quant à l'ensemble des faits rapportés à l' « instinct », ils ont la même valeur que tous les phénomènes biologiques et dépendent étroitement de l'interaction de l'organisme avec le milieu. Ainsi envisagée, son étude n'est pas simplifiée, il s'en faut ; mais elle est dégagée d'une série de questions parasites, qui l'embrouillent et empêchent de comprendre les résultats. J'ai tout d'abord constaté que l'on appelle du même nom des phénomènes différents les uns des autres. C'est une question de chance qui empêche la femelle de divers insectes de déposer deux œufs à la même place ; c'est une question de nutrition qui entraîne une larve à percer un orifice par lequel sortira l'imago ; c'est un processus plus complexe, qui prend

sa source dans l'effet produit par les radiations lumineuses et conduit telle chenille à vivre dans les capitules, puis à s'enfermer dans une tige. C'est une disposition anatomique qui a pour conséquence l'accumulation d'excréments sur le dos d'une larve et, pour effet, un aspect très singulier donnant prise aux interprétations anthropomorphiques les plus variées. En conséquence, j'ai pu montrer que les effets attribués d'ordinaire à une sorte d'intuition, de préscience n'ont rien de mystérieux.

Ainsi en est-il de l' « instinct » des Hyménoptères ou des Araignées, sur lequel Fabre a tant insisté. A son dire, ces Arthropodes piquent leur victime à l'endroit précis où se trouvent les ganglions. Le processus véritable, sans rapport avec cette précision imaginaire, est autrement intelligible. En expérimentant avec des Pompiles ou d'autres Sphégiens, avec des Thomisides, des Epéirides et des Argiopides, j'ai constaté que la piqûre est faite en un point quelconque du corps et que la paralysie a lieu, si l'aiguillon ou les chélicères ont pu pénétrer. Chez certains Sphégiens, le coup d'aiguillon est déterminé par le contact du thorax de l'agresseur avec le corps de la victime. Pour eux, comme pour les Araignées, le point sur lequel porte l'aiguillon dépend de la position relative de la victime et de l'agresseur, position qui dépend, à son tour, de conditions diverses.

D'une façon très générale, on constate que le renouvellement constant d'une manœuvre est lié au renouvellement de conditions analogues. Tout comportement se ramène, par suite, à l'intervention de conditions actuelles, un organisme étant donné. La question de l'instinct rentre ainsi dans le domaine positif du déterminisme expérimental et j'ai pu indiquer les lignes générales de la façon dont il convient de l'envisager. Il ne s'agit nullement d'un stimulus interne, d'un mécanisme monté entraînant l'animal, quoi qu'il arrive, dès que le « ressort » est déclenché. Il s'agit d'une série de réflexes, qui s'enchaînent de telle sorte que le précédent place l'organisme

dans des conditions telles qui le suivant est déterminé ; mais chacun d'eux peut être provoqué indépendamment de tous les autres et à un moment quelconque. Les faits qui conduisent à cette manière de voir sont nombreux et précis ; l'expérimentation sur les Araignées soumises à l'action d'un diapason est particulièrement instructive. On en trouvera dans la *Deuxième partie* une indication plus détaillée.

Ces recherches conduisent aussi à rapprocher les phénomènes dits « instinctifs » des phénomènes dits « intelligents ». En ce qui concerne ces derniers, on accorde généralement à l'individu qui les manifeste une faculté d'invention telle qu'il soit capable de régler sa conduite sur les événements. Or, si l'on compare deux animaux de même espèce, s'ignorant l'un l'autre et placés tous deux dans des conditione analogues, mais exceptionnelles, on les voit « imaginer » le même comportement, si compliqué soit-il, qui ne saurait être héréditaire en tant que tel. On n'aperçoit alors aucune différence essentielle entre les manifestations instinctives et les intelligentes, et l'on en vient à considérer que tout dépend de la distribution, de la richesse du réseau des fibres qui unissent entre elles les diverses parties du système nerveux.

Les résultats généraux que je viens d'indiquer et les idées qu'ils ont suggérées ont servi de base à mon enseignement. A leur lumière, j'ai examiné l'ensemble des phénomènes biologiques, essayant d'aboutir à une conception rationnelle. Successivement, j'ai publié quatre volumes, *le Transformisme et l'Expérience*, *la Tératogénèse*, *Eléments de Biologie générale*, *L'Hérédité* (un cinquième est sous presse, *l'Adaptation et l'Evolution*) dans lesquels je m'efforce de montrer comment on arrive à comprendre les manifestations diverses d'un organisme vivant.

Partant de l'intéraction nécessaire et inéluctable de l'organisme avec le milieu — deux parties d'un même complexe — et suivant rigoureusement les conséquences de cette inter-

action, on entrevoit la marche générale des phénomènes, ainsi que leurs effets sur la vie des individus, des espèces et des sociétés. Constamment, les organismes se comportent en fonction des incidences externes et, par suite, en fonction les uns des autres ; les modifications qu'ils subissent sont plus ou moins durables, au gré des circonstances. Dans tous les cas, ces modifications de forme ou de fonctionnement n'ont aucun rapport nécessaire avec un genre de vie plutôt qu'avec un autre ; les individus modifiés survivent ou meurent ; s'ils survivent, ils sont adaptés, c'est-à-dire que leurs échanges continuent dans la mesure où la conformation n'y oppose pas un obstacle absolu. Les organismes évoluent ainsi, non pas grâce à l'acquisition d'avantages ou de perfectionnements successifs, mais par une suite de transformations, dont on peut seulement dire qu'elles n'empêchent pas de vivre. La sélection qui s'exerce entre toutes les variations, ne retient pas uniquement le meilleur ; elle élimine simplement le pire.

DEUXIÈME PARTIE

EXPOSÉ ANALYTIQUE

I

Embryologie et Tératogénie ; mécanique embryonnaire

1. ORIGINE ENDODERMIQUE DES VAISSEAUX SANGUINS. (N° 3.) (1)

Sur cette question fort débattue, l'étude d'un embryon anormal m'a fourni d'utiles indications, permettant de choisir entre les trois théories en présence : origine mésodermique, parablastique ou endodermique. Chez cet embryon, le feuillet viscéral du mésoderme faisait entièrement défaut dans la région antérieure ; néanmoins de nombreux vaisseaux existaient à la face interne de l'endoderme, quelques-uns faisant corps avec lui. Le feuillet pariétal du mésoderme ne pouvait être mis en cause, vu sa situation. De plus, dans les régions où le feuillet viscéral commence à apparaître, on constatait nettement qu'il s'interposait entre l'endoderme et des vaisseaux préexistante, englobant ceux-ci.

(1) Les numéros entre parenthèses correspondent à la liste chronologique qui forme la Troisième partie.

2. Embryologie des Poulets omphalocéphales

(Nos 7, 9, 89, 99, 102.)

Dareste a découvert des embryons anormaux caractérisés par un aspect singulier : l'axe longitudinal du corps est incurvé

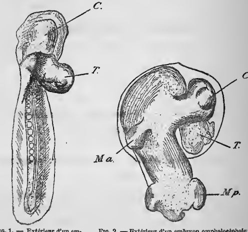


Fig. 1. — Extérieur d'un embryon omphalocéphale. *T*, encéphale ; *C*, cœur.

Fig. 2. — Extérieur d'un embryon omphalocéphale plus âgé que le précédent. *T*, encéphale ; *C* cœur ; *Ma*, membre antérieur ; *Mp*, membre postérieur.

de telle sorte que le cœur est placé sur le cou et la tête semble engagée dans le tube digestif (fig. 1 et 2.) (1). L'étude de coupes rigoureusement sériées montre que la différenciation du système nerveux ne s'effectue pas suivant la normale, à partir de la région correspondant au IVe ventricule. A ce niveau, le tissu nerveux prolifère de haut en bas, se dirige vers l'endoderme, le

(1) Les figures 1 à 28 sont extraites de mon ouvrage sur la Tératogénèse et m'ont été obligeamment prêtées par M. G. Doin, éditeur, auquel j'adresse mes vifs remerciements.

refoule et s'en enveloppe comme d'une gaîne. La prolifération continuant se dirige alors d'avant en arrière et devient parallèle à l'axe longitudinal. En même temps, la gouttière digestive

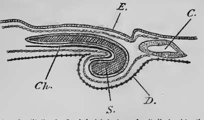


Fig. 3. — Constitution des Omphalocéphales (coupe longitudinale schématique). *E*, ectoderme ; *C*, cœur ; *D*, endoderme ; *Ch*, chorde dorsale.

se forme, puis ses bords se rejoignent, de sorte que la portion antérieure du système nerveux se trouve enveloppée par une double membrane endodermique (fig. 3 à 5). Le cœur se différencie à sa place normale.

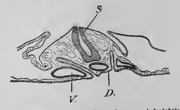


Fig. 4. — Coupe transversale d'un embryon omphalocéphale ; le système nerveux *S* est très allongé vers l'endoderme.

J'ai suivi le processus pendant plusieurs jours et j'en ai étudié les phases essentielles. On se rend aisément compte qu'aucun autre mécanisme n'intervient dans sa genèse. Fol et Warynski avaient néanmoins prétendu que la tête des Omphalocéphales était une tête normale, secondairement infléchie par la pression que la coquille de l'œuf exercerait sur elle dans certaines con-

ditions. En interrompant l'incubation, par exemple, et en laissant l'œuf se refroidir, on provoquerait une dilatation du jaune qui projetterait l'embryon contre la face interne de la coquille. Kæstner, en 1908, tout en confirmant, point par

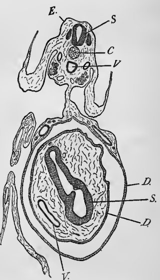


Fig. 5. — Coupe transversale d'un embryon omphalocéphale très développé.
S, encéphale enveloppé par un tégument endodermique, D ; l'ensemble étant dans le tube digestif D ; E, ectoderme.

point, mes descriptions embryologiques, prétendit revenir à la conception de Fol et Warynski.

Visiblement Kæstner avait été victime de coïncidences, qu'il avait négligé de soumettre à un contrôle expérimental rigoureux. J'ai effectué ce contrôle. En enlevant une partie de la coquille de l'œuf et en la remplaçant par un disque de verre

surélevé au moyen d'un anneau de cire, on fait développer l'embryon de telle manière qu'il ne saurait aller buter contre un obstacle quelconque. L'embryon *normal* ainsi préparé et placé à la température *normale* d'incubation est alors soumis à des actions compressives diverses, passagères ou durables, réalisant les actions hypothétiques de Fol et Warynski, de Kæstner : dans ces conditions, on n'obtient jamais d'Omphalocéphales ; on en obtient, au contraire, en soumettant à une température anormale des œufs préparés de la même manière. Il s'agit donc bien d'une prolifération résultant de la nature et de l'activité des échanges.

3. Embryologie de l'Ourentérie.

(N° 22.)

Du reste, j'ai ultérieurement découvert des embryons également caractérisés par une prolifération du système nerveux siégeant à l'extrémité caudale. La disposition, les conséquences génčrales sont tout à fait comparables et il n'y a aucune raison de supposer ici l'intervention d'une action compressive quelconque. J'ai nommé cette anomalie *Ourentérie*; elle a été retrouvée et étudiée, depuis, par Weber et Ferret.

4. Embryologie des Anidiens.

(N°s 13, 14, 15.)

Ce sont des blastodermes sans embryon différencié, s'accroissant pendant plusieurs jours et s'étendant sur le jaune.

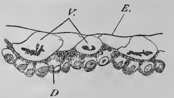


Fig. 6. — Coupe transversale d'un blastoderme sans embryon (Anidien). E, ectoderme ; D, endoderme non différencié ; V, vaisseaux.

Cette prolongation d'une phase généralement courte se produit dans diverses circonstances ; notamment, chez des œufs soumis à la congélation. Celle-ci détermine des altérations de la substance de l'œuf et, par suite, un développement tout à fait anormal (fig. 6). Diverses applications, relatives à l'origine du feuillet interne, des vaisseaux, de la chorde, découlent de l'étude de ces Anidiens. Jan Tur, partant de mes indications, a poursuivi des recherches étendues sur diverses formes d'Anidiens, en particulier sur les *Anidiens zonaux*.

5. Embryologie des Cyclocéphaliens.

(Nos 21, 26, 33, 34, 35, 36, 42.)

Mes recherches sur les embryons cyclopes m'ont fourni la substance de plusieurs notes préliminaires et d'un mémoire



Fig. 7. — Coupe transversale d'un jeune embryon cyclocéphalien. *S*, lame neurale très étendue.

renfermant de nombreux faits nouveaux. A l'origine de la Cyclopie se trouve un mode de différenciation spéciale du



Fig. 8. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien. La lame neurale *S* déborde largement sur les faces latérales.

système nerveux céphalique. La différenciation s'établit sur une surface beaucoup plus considérable que la normale (fig. 7, 8 et 9) ; la lame neurale ne s'incurve pas en gouttière, elle

demeure plane, mais ses bords prolifèrent, se redressent de bas en haut (fig. 10) et se rejoignent sur la ligne médiane



FIG. 9. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien, montrant un autre aspect de la différenciation neurale.

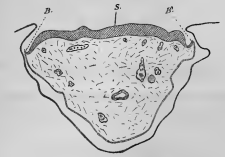


FIG. 10. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien, montrant les replis latéraux, *B* et *B'* de la lame neurale *S*.

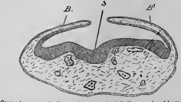


FIG. 11. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien montrant le mode de fermeture de la cavité épendymaire.
S, lame neurale ; *B*, *B'*, replis latéraux.

(fig. 11). Morphologiquement, le processus aboutit à la formation d'un tube ; seulement, les parties de ce tube ne sont

homologues des parties d'un tube normal ; tout spécialement, les parties supérieures de l'un et de l'autre. En fait, toutes les

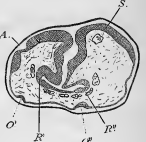


FIG. 12. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien montrant deux rétines indépendantes en voie de formation R' R'' et deux fossettes olfactives O' O''. S, système nerveux ; A, amnios.

différenciations ultérieures naissent de la lame horizontale ;

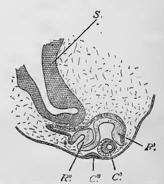


FIG. 13. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien montrant la formation d'une rétine double R' R'' avec deux cristallins C' C''.

toutes sont alors orientées de haut en bas. Il s'ensuit que les formations oculaires, normalement latérales, sont plus ou moins

médianes. Suivant les cas, les deux yeux se constituent indépendamment l'un de l'autre (fig. 12) ou au contraire se fu-

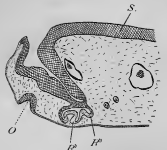


FIG. 14. — Coupe longitudinale d'un embryon cyclocéphalien montrant une rétine double R' R'', avec une fossette olfactive impaire et médiane O.

sionnent plus ou moins (fig. 13 et 14); parfois l'un d'eux avorte (fig. 15 et 16). On a ainsi la genèse des diverses variétés anatomiques de Cyclopes décrites chez l'Homme et les

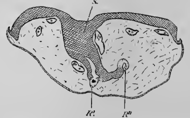


FIG. 15. — Coupe transversale d'un embryon cyclocéphalien montrant la formation de deux rétines, dont l'une R'' avorte.

autres Vertébrés. En aucun cas, il ne s'agit d'un rapprochement ou d'une fusion secondaires de deux ébauches primitivement distinctes. La comparaison des embryons cyclopes et des embryons plus ou moins comprimés, avec les yeux *déplacés*

(fig. 28), m'a permis de compléter ma démonstration et de repousser catégoriquement l'hypothèse de la fusion secondaire.

Le mode de formation de l'axe nerveux entraîne un retard

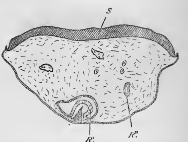


Fig. 16. — Coupe en arrière de la précédente, montrant la rétine R' bien développée et le rudiment R'' de la seconde rétine.

considérable dans l'établissement des courbures embryonnaires. Or, les auteurs admettent que ces courbures déterminent, par voie de conséquence mécanique, la production de certains replis, par exemple la poche de Rathke, ébauche de l'hypo-

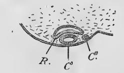


Fig. 17. — Coupe d'un embryon cyclocéphalien, en arrière de la précédente. Elle montre deux cristallins C' C'', en relation avec la seule rétine bien développée.

physe. J'ai vu ce repli apparaître, en l'absence de toute courbure, en corrélation très étroite avec l'ébauche neurale du même organe ; il ne s'agit donc point d'un simple plissement mécanique.

Les mêmes embryons permettent d'observer d'autres corrélations entre organes indépendants par leur origine embryon-

naire. Le cristallin se forme toujours en face de la rétine, quelle que soit la place que celle-ci occupe ; même dans le cas d'atrophie de l'une des rétines, deux cristallins se différencient en

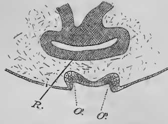


Fig. 18. — Coupe d'un embryon cyclocéphalien, montrant une fossette olfactive double O' O'', en rapport avec une rétine également double R.

face de la rétine unique (fig. 17). Il n'est nullement nécessaire que la rétine entre en contact immédiat avec l'ectoderme.

La formation des fossettes olfactives est aussi liée à celle de

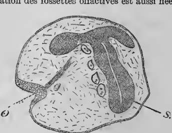


Fig. 19. — Embryon cyclocéphalien avec une fossette olfactive impaire et médiane, en corrélation avec une rétine double.

la rétine. La distance qui sépare une fossette de l'autre augmente ou diminue en même temps que celle qui sépare les deux rétines. Quand celles-ci se fusionnent, les deux fossettes se confondent (fig. 12, 14, 18, 19 et 28). Ces faits conduisent à rejeter, ici encore, l'hypothèse d'une action stric-

tement mécanique, d'irritation par frottement, entre autres.

Le processus général de différenciation du système nerveux des Cyclocéphaliens a fait l'objet de recherches de la part de Jan Tur. Il l'a retrouvé et a reconnu qu'il pouvait intéresser l'axe nerveux tout entier, il le désigne sous le nom de *Platyneurie*. Weber et Ferret, d'autre part, ont confirmé mes descriptions ; seulement ils n'interprètent pas les faits absolument de la même manière.

6. Genèse des Spina-bifida.

(Nos 32, 43.)

Si je n'ai pas rencontré, comme Tur, d'embryons atteints de Platyneurie totale, j'ai néanmoins rencontré des embryons chez lesquels une partie de la moelle se différenciait suivant ce processus. Or, les faits constatés se superposent exactement aux descriptions et aux figures représentant le *Spina-bifida* chez l'Homme. L'assimilation ne faisant aucun doute, j'ai pu, à la lumière des données embryologiques, expliquer la genèse de cette anomalie. La moelle demeurant horizontale et se transformant en tube d'une manière anormale, toutes les dispositions anatomiques connues, les diverses variétés décrites, deviennent claires quant à leur mécanisme. Il ne s'agit pas d'une fissuration ou d'une destruction secondaires, mais d'un processus relatif à la formation du système nerveux et se répercutant, par voie de conséquence nécessaire, sur le squelette des arcs vertébraux ; le très petit nombre d'éléments conjonctifs qui double la paroi supérieure de la moelle ne suffit pas à la formation de ces arcs ; d'ailleurs, la moelle peut rester entièrement ouverte.

7. Essai sur la Symélie.

(No 53.)

Chez les Syméliens, les deux membres postérieurs sont remplacés par un membre unique (fig. 20), renfermant, d'une manière

plus ou moins complète, les éléments des deux membres normaux. Mais ces éléments sont disposés, les uns par rapport



Fig. 20. — Extrémité d'un embryon symèle, montrant le membre dorsal unique.

aux autres, comme si les membres normaux s'étaient accolés par leur face interne, après avoir subi une rotation de 180°.

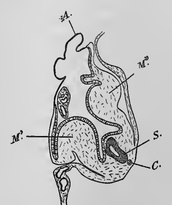


Fig. 21. — Coupe transversale d'un embryon symèle, montrant les ébauches des membres postérieurs *M' M''* dorsalement redressées. *S*, système nerveux ; *C*, chorde ; *A*, amnios.

Le processus de cette disposition singulière demeurait fort obscur, l'hypothèse d'une rotation suivie d'une soudure secon-

daire se soutenant difficilement. J'ai rencontré des embryons symèliens chez lesquels la situation relative des ébauches des membres postérieurs éclaire le mécanisme de la Symélie. Ces ébauches sont fusionnées et constituent un membre unique. Il s'agit véritablement d'une fusion secondaire, mais non précédée d'une rotation. C'est l'ébauche même des palettes abdominales qui se forme un peu au-dessus du lieu de formation

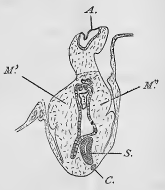


Fig. 22. — Coupe en arrière de la précédente, montrant la fusion des deux bourgeons M' M".

normal et s'accroît de bas en haut, au lieu de pousser latéralement et de haut en bas. Les deux bourgeons ainsi déviés se rencontrent sur la ligne médiane et se fusionnent (fig. 21 et 22). Ce processus permet de comprendre les diverses dispositions anatomiques qui accompagnent d'ordinaire la Symélie.

8. Embryogénie des Monstres doubles.

(Nos 31 et 47.)

La question de fusion secondaire se pose surtout à propos des monstres doubles. Il était intéressant de chercher à connaître le processus véritable de ces formations. J'ai amorcé

l'étude d'une riche collection d'embryons doubles, par celle d'un embryon sternopage caractéristique (fig. 23). On pouvait penser, *a priori*, que ce type présentait les processus



Fig. 23. — Embryon de poulet sternopage.

sous leur forme la moins complexe. En effet, le monstre se compose de deux corps embryonnaires entièrement distincts, à l'exception du cœur. La lecture attentive des coupes

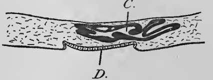


Fig. 24. — Coupe transversale de l'embryon sternopage, montrant l'ébauche unique du cœur *C* et l'origine commune de l'invagination digestive *D*

sériées montre fort bien de quoi il s'agit. Les deux corps embryonnaires se regardent face à face ; l'un s'est donc tourné suivant la normale et l'autre a subi une rotation inverse. Cela même implique toute autre chose qu'une simple fusion secondaire de deux organismes indépendants. De plus, ces deux corps

embryonnaires délimitent une aire blastodermique dans le sein de laquelle se différencient le cœur et la gouttière digestive (fig. 24 et 25). Suivant toute évidence, l'aire blastodermique est

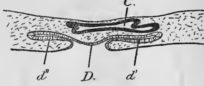


FIG. 25. — Coupe en arrière de la précédente montrant les invaginations digestives secondaires d' d''.

une région commune placée sous l'influence simultanée des deux corps embryonnaires. Dès lors, les ébauches qui naissent dans cette région commune appartiendront à la fois aux deux embryons ; ce seront des ébauches communes. D'emblée, elles

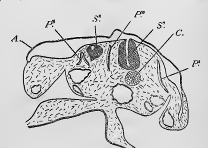


FIG. 26. — Section transversale de l'extrémité postérieure d'un embryon de poulet montrant deux axes médullaires indépendants S' S''. Plus en arrière, les axes sont séparés par une fente. A, amnios ; P', P'', P''', myomères ; C, chorde.

seront doubles en tout ou partie, sans qu'il soit besoin d'invoquer un rapprochement secondaire et une fusion. En définitive, le monstre double dans son ensemble est un organisme unique en deux parties ; il est unique dès le début. S'il y a des pro-

cessus de fusion, ils ne sont que la conséquence et non la cause de cette unité primitive.

Si le monstre double ne résulte pas de l'association de deux individus distincts il ne résulte, pas davantage — chez l'oiseau tout au moins — de la fissuration, du dédoublement plus ou moins étendu, d'un individu primitivement simple dont les parties séparées régénéreraient et se complèteraient. J'en ai observé et décrit un exemple chez un embryon de Poule, tout à fait caractéristique à cet égard. Cet embryon était fendu dans sa partie postérieure, chaque partie renfermait une portion de moelle épinière (fig. 26) et portait un membre normalement placé. Rien ne permettait de penser que chaque partie serait ultérieurement devenue le siège d'une régénération donnant un corps complet à chacune des moitiés. La théorie du dédoublement n'est pas meilleure que celle de la fusion; et cette conclusion, qui est l'expression pure et simple d'un fait, corrobore l'interprétation à laquelle conduit l'étude de l'embryon sternopage.

9. Orientation de l'Embryon de Poule sur le jaune.

(N° 100.)

Au cours des manipulations diverses exigées par mes recherches, j'ai été amené à préciser la question de la position de l'embryon de poule sur le jaune. Il s'agit, non pas d'une simple curiosité, mais bien de connaître la valeur même des variations que peut entraîner l'influence des agents externes. Divers auteurs considéraient comme constante cette position et cette orientation, attribuant toutes les variations constatées à l'action d'un éclairement ou d'un échauffement inégal. Or, en faisant une statistique sur 300 œufs de poule soumis à une incubation normale, j'ai constaté un pourcentage de déviations très comparable à celui que les auteurs ont rencontré dans leurs expériences. La déviation par rapport à l'axe théorique est, d'ordinaire, suffisamment marquée pour fausser toute interprétation.

De plus, pour chaque œuf, existe un état d'équilibre tel que l'orientation est fixe. Si on déplace l'œuf par un mouvement brusque, il reprend rapidement sa position primitive ; cet état d'équilibre reste le même pendant l'incubation, tout au moins pendant les premiers jours. Les influences extérieures ne déterminent, à cet égard, aucun changement.

La connaissance de ces faits donne un point d'appui solide à toute recherche expérimentale sur l'œuf d'oiseau.

II

Anatomie tératologique.

Aux données fournies par l'étude des embryons, s'ajoutent celles que fournit la dissection de monstres constitués.

1. Fœtus atteint d'anomalies multiples.

(N° 30.)

Sur le même individu coexistent: exstrophie vésicale, rachischisis, scoliose, pied bot, anomalie du foie, imperforation anale. La question se pose de savoir quelles relations unissent toutes ces dispositions anormales. Suivant une conception assez répandue, la coexistence de diverses anomalies sur un même individu serait la marque distinctive d'une « dégénérescence », du moins l'existence d'une anomalie impliquerait l'existence d'un certain nombre d'autres. Sous cette forme, l'assertion n'est pas exacte. Assurément, les diverses régions du corps dépendent les unes des autres d'une manière fort étroite et telle qu'un changement de l'une entraîne un changement des autres ; mais ces changements ne se correspondent pas forcément par voie de répercussion directe, de sorte que deux anomalies ne découlent pas nécessairement l'une de l'autre. Il peut y avoir et il y a des modifications d'ensemble de l'organisme. En fait, dans le fœtus en question, on rencontre des coïncidences de cet ordre plutôt que des corrélations directes. En outre, certaines dispositions sont la conséquence mécanique de certaines autres.

2. Fœtus acéphales.

(Nos 54 et 128.)

Du point de vue anatomique, les monstres « acéphales » sont surtout des « acardiaques » et leur caractéristique physio-

logique essentielle réside dans leur système circulatoire. Du point de vue embryologique, ce sont des organismes résultant d'une différenciation incomplète du corps, ce sont des *Ectrosomiens* ; on doit les rapprocher des Anidiens, chez lesquels les différenciations manquent presque entièrement.

Le système nerveux d'un Paracéphalien hémiacéphale manque partiellement dans la région cervico-céphalique. Il en résulte une formation tout à fait aberrante de la boîte cranienne et de la face. L'absence du cœur entraîne la mort précoce du fœtus ; sa vie ne se prolonge que s'il se trouve en relation avec un frère jumeau dont le cœur assure, pendant un temps, la circulation. Mais l'action du jumeau devient bientôt insuffisante en raison de l'imperfection du système veineux. Le sang circule de plus en plus mal, la peau s'œdématie et le fœtus meurt.

3. Fœtus exencéphalien ; développement du crane et de l'encéphale.

(Nos 63, 84.)

Les rapports du crâne et de l'encéphale ont été compris de deux manières opposées. Pour les uns, l'encéphale, en se développant, refoule le crâne devant lui ; pour les autres, le crâne dirige le développement de l'encéphale : si la paroi osseuse cesse de grandir, la croissance du cerveau serait, du coup, arrêtée. Divers faits montrent que la première hypothèse se rapproche davantage de la réalité. Notamment, l'étude attentive d'un exencéphalien proencéphale montre un crâne ossifié d'une façon précoce et ne conservant d'extensibilité que dans une zone frontale assez limitée. Le cerveau comprimé ne cesse pas de croître ; il se tasse d'abord, puis il exerce une poussée sur les parois et refoule enfin devant lui la zone de moindre résistance : la moitié d'un hémisphère fait ainsi hernie à travers la boîte cranienne.

La forme du crâne dépend alors de l'action de l'encéphale sur les parois osseuses et membraneuses, et du mode de résis-

tance de celles-ci. Dès lors on comprend le mécanisme de production des crânes scaphocéphales, acrocéphales, plagiocéphales. Chacun d'eux provient, soit de la consolidation précoce d'une partie des sutures, qui limite l'extension du crâne dans un sens ou dans un autre, soit d'un arrêt de croissance de la membrane conjonctive, qui aboutit au même résultat. L'examen des crânes corrobore nettement cette manière de voir (1).

4. Ectopie intrathoracique de l'estomac et du foie.

(Nos 55 et 64.)

J'ai rencontré deux fois cette anomalie au cours de dissections de fœtus humains fait es dans un tout autre but. Les deux cas bien que n'étant pas entièrement superposables, ont en com-

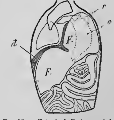


Fig. 27. — Ectopie de l'estomac et du foie.
F, F, foie *d,* diaphragme ; *e,* estomac ; *r,* rate.

mun les traits essentiels : l'estomac est situé très haut dans la cage thoracique, refoulant le cœur et le poumon du même côté ; le lobe gauche du foie, redressé perpendiculairement sur le lobe droit, suit très étroitement la face antérieure et la petite courbure de l'estomac. L'ensemble de ces dispositions insolites dérive d'un processus extrêmement simple, que l'on aperçoit sans difficulté ; l'œsophage est nettement plus court que la

(1) Elle a été récemment reconnue exacte par Palavacino (*Physis* 1918).

normale. A un moment donné, l'œsophage a cessé de s'allonger proportionnellement à tout le reste du corps, il est resté trop court et cet arrêt de croissance a provoqué un bouleversement de tous les viscères. Dans ce bouleversement, on aperçoit cependant, au moins en partie, les corrélations qui unissent les divers organes.

5. Diverses anomalies des membres.

(Nos 20, 56, 78, 176, 186.)

Sans insister sur les détails de ces dispositions anormales, il suffira d'indiquer que les divers cas étudiés permettent d'éliminer l'intervention de brides congénitales ou de strictions mécaniques quelconques pour expliquer la génèse de diverses ectromélies. Plusieurs caractères conduisent aussi à admettre un lien génétique étroit entre toutes les anomalies squeléttiques, si différentes soient-elles morphologiquement.

6. Monstres doubles.

(Nos 76, 82, 86, 142.)

La dissection de deux chats, l'un déradelphe, l'autre hétéradelphe, m'a fourni quelques indications intéressantes, venant à l'appui des résultats embryologiques dont il a été question plus haut. Toute l'organisation d'un monstre double correspond, non pas à deux individus réunis en un seul, mais à un individu embryologiquement et physiologiquement simple.

7. Anomalie cérébrale.

(No 79.)

Il s'agit d'une cavité siégeant à la partie antérieure du lobe pariétal, véritable fosse résultant d'une sorte de disjonction de la première et de la seconde circonvolutions pariétales. Le fond de la fosse est formé par un pli de passage volumineux. L'intérêt de l'observation réside dans ce fait que l'anomalie

est symétrique, ce qui exclut, à l'origine, toute action mécanique.

8. Appendice caudal chez l'Homme.

(N° 1.)

Observation d'un cas inédit, au sujet duquel sont examinées les diverses hypothèses relatives à sa génèse.

9. Origine tératologique des tumeurs.

(N° 40.)

Divers auteurs ont attribué la production des tumeurs à la reprise tardive du développement d'une ébauche. Demeurée à l'état de bourgeon dormant, l'ébauche récupèrerait, chez l'animal adulte, une très grande activité, mais au lieu de donner simplement l'organe qu'elle donne normalement, elle se développerait d'une manière exubérante. J'ai montré que cette théorie n'expliquait rien et reposait, d'ailleurs, sur un postulat indémontrable. Il y a des ébauches qui regressent normalement à un moment de leur évolution embryonnaire ; accidentellement elles persistent, mais elles continuent alors d'évoluer et se transforment en un tissu ou en un organe adulte et non en tumeur. Que si l'une de ces ébauches devenait une tumeur, elle ne pourrait le faire que sous une influence étrangère empêchant la régression normale, déterminant la continuation du processus et la prolifération excessive des éléments. Mais alors nous nous trouvons en face du problème même de l'origine des tumeurs ; nous n'avons pas avancé car, supposer que le point de départ est une ébauche embryonnaire n'apporte aucune donnée utile. D'ailleurs, les expériences tentées pour démontrer l'hypothèse n'ont rien donné.

III

Embryologie générale

1. Les Processus tératologiques.

(Nos 19, 23, 25, 29, 37, 39, 48, 60, 98, 165.)

Les divers faits recueillis au cours de toutes ces recherches m'ont conduit à envisager les processus embryonnaires d'une façon nouvelle.

Les divers processus observés ne correspondent pas au processus théorique d'arrêt ou d'excès du développement. Le plus souvent, on est en face de processus entièrement nouveaux, tels que la *désorientation* de l'ébauche neurale des Omphalocéphales et Ourentériens, de l'ébauche des palettes des Symméliens, ou le changement de localisation du système nerveux chez les Cyclopes et dans le Spina-bifida. Ces processus impliquent tout autre chose qu'un arrêt ou qu'un excès de développement ; ils impliquent un mode nouveau de développement. Et ce mode nouveau, à son tour, ne peut se produire, bien souvent, que si les éléments des feuillets se différencient autrement qu'ils ne l'auraient fait normalement.

Ces variations de l'histogénèse ne font pas doute. Salmon les a constatées dans la formation du squelette chez les Ectroméliens et, tout récemment, Hovelacque a constaté l'existence constante d'un tractus fibreux tenant lieu de tibia, chez des souris ectromèles. Dès lors, l'analyse des monstruosités révèle un assez grand nombre de processus divers. On ne peut donc plus conserver la conception classique, suivant laquelle existerait un plan général d'organisation que les êtres vivants réaliseraient à des degrés divers ; l'anomalie résulterait de ce que le développement de l'individu intéressé n'atteindrait pas ou dépasserait le développement normal de son espèce.

En fait, les possibilités ontogénétiques sont infiniment larges et il faut concevoir des ontogénèses plus ou moins différentes les unes des autres.

A côté de ces processus fondamentaux existent des variations quantitatives de la croissance, de la différenciation, du développement, celles-ci exceptionnelles, qui modifient secondairement les processus anormaux, comme ils modifient les normaux.

2. Maladies embryonnaires.

(Nos 44, 45, 49, 51, 65, 66, 70, 71, 72, 77, 85, 87, 137.)

Mais il faut avoir le plus grand soin de ne pas confondre les ontogénèses nouvelles avec les maladies de l'embryon. J'ai été conduit à souligner cette distinction essentielle, que la plupart des auteurs n'aperçoivent pas, réunissant sous le même nom de *monstres* ou *d'anormaux* toutes les modifications congénitales. L'analyse et la discussion des faits montrent où est le critère qui permet de séparer les deux états. Tous deux résultent évidemment d'un changement du milieu ; de là, provient la confusion. Le changement est appelé « trouble », et l'imprécision du terme empêche d'apercevoir la diversité des conditions qui naissent de ce « trouble » ; elle empêche de voir, par suite, la diversité des conséquences. Suivant que la substance vivante soumise au changement effectue avec l'extérieur des échanges suffisants, ou qu'elle ne les effectue qu'imparfaitement, la traduction anatomique sera une variation adaptative ou une lésion destructive. A la limite, les deux états pourront évidemment se superposer ; mais il n'en faudra pas moins distinguer toujours anormal et malade, en ajoutant que l'anormal peut être, aussi, un malade.

L'étude d'une série de fœtus anencéphales et pseudencéphales m'a fourni un remarquable exemple pour illustrer cette distinction nécessaire. L'encéphale de ces fœtus — et parfois leur système nerveux tout entier — manque complètement. A sa place, existe une tumeur de tissu vasculo-conjonctif. La

voûte cranienne manque ou paraît manquer ; le canal vertébral est souvent ouvert. Tous les auteurs s'accordaient pour ramener ces dispositions à un « arrêt de développement » du système nerveux. L'examen histologique du tissu vasculo-conjonctif ne fournit aucune indication, pas plus que la dissection des dispositions squelettiques. Pour obtenir des indications positives, il fallait étudier les parties du système nerveux qui font suite à la masse encéphalique. En pratiquant des coupes sur les segments de plus en plus éloignés de l' « encéphale », on se rend bien compte de la suite des phénomènes. On est en présence d'une méningite qui débute sur les méninges encéphaliques et gagne de proche en proche vers l'extrémité postérieure de la moelle. Vivant en parasite sur l'organisme maternel, le fœtus résiste indéfiniment à l'infection méningée, et celle-ci se prolonge assez longtemps pour entraîner la destruction totale de l'encéphale, parfois même de l'axe nerveux tout entier. On assiste alors au processus de destruction qui caractérise l'état morbide ; le processus porte le plus souvent sur un fœtus anatomiquement *normal*, mais il pourrait aussi porter sur un individu anormal.

Avant d'aboutir à la destruction des tissus qu'elle intéresse directement, l'inflammation méningée détermine une excitation suraiguë et, par suite, des contractions musculaires violentes et répétées. Les parties squelettiques en voie de constitution sont alors secondairement déformées : la voûte cranienne ouverte ou aplatie, le canal cervical souvent ouvert, simulant un spina-bifida, la colonne vertébrale cervicale fortement infléchie. Ce sont des conséquences mécaniques, au sens strict du mot.

Inversement, et dans d'autres circonstances, une disposition embryonnaire *anormale* peut entraîner des conséquences pathologiques. Tel est le cas des Anidiens et des Acéphaliens en général, chez lesquels la réduction de l'appareil circulatoire enlève aux tissus, à un moment donné, les matériaux nutritifs suffisants.

La distinction entre le pathologique et l'anormal est possi-

ble dans le plus grand nombre des cas. Elle trouve, notamment, son application dans la question de la « dégénérescence », si familière aux médecins. Le terme de « dégénéré » a fait fortune et sert à désigner, indifféremment, des malades ou des anormaux. Or, certaines assimilations faites sous le couvert de ce mot sont particulièrement absurdes. Notamment, il est absurde d'assimiler, sous prétexte de dégénérescence, le Génie et la Folie. J'ai montré, à ce propos, toute la fragilité des théories de LOMBROSO, en montrant comment on arrivait à confondre les phénomènes à la faveur de mots imprécis.

3. DÉFORMATIONS EMBRYONNAIRES.

(Nos 24, 38, 68, 99.)

S'il faut éviter de confondre malades et anormaux, il faut également éviter de confondre les anormaux avec des organismes mécaniquement déformés. Bien des auteurs, cependant, à la

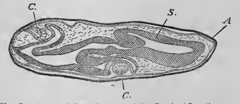


FIG. 28. — Coupe transversale d'un embryon comprimé par l'amnios *A*. Le système nerveux *S* est déformé d'une manière quelconque, les rétines déplacées.

suite de Geoffroy Saint-Hilaire, admettent encore que la compression exercée par l'amnios, des strictions, des adhérences diverses, déterminent toutes les anomalies, parce qu'elles provoqueraient des « arrêts de développement ». Dès mes premières recherches, je me suis rendu compte de l'erreur commise à ce sujet. Que l'amnios se développe parfois moins vite que le corps, que des adhérences s'établissent entre l'embryon et lui, on n'en peut douter et j'en ai étudié un certain nombre de cas. Mais la

compression ne modifie nullement le mode de croissance des tissus, ni leur différenciation ; seulement, empêchés de s'étendre librement, les tissus se plissent en tous sens et se tassent ; les ébauches sont déplacées et déformées, souvent d'une manière très accusée (fig. 28). La déformation porte sur des embryons normaux aussi bien que sur des anormaux et l'on trouve les mêmes anomalies avec un amnios tout à fait normal. L'indépendance des actions mécaniques et des processus tératologiques est évidente.

Aux faits que j'ai mis personnellement en lumière, je puis ajouter ceux qu'à étudiés mon élève Hovelacque, chez les souris ectromèles ; l'anomalie est héréditaire et rien ne permet de supposer que l'amnios intervient à un titre quelconque. La conclusion est tout à fait générale ; nombre d'organismes, dépourvus d'amnios ou de coquille, se développent parfois d'une manière anormale.

Quant aux adhérences qui se produisent dans certains cas, elles résultent, suivant toute vraisemblance, d'un frottement qui détermine un processus inflammatoire et, par suite, la destruction des tissus environnants. D'une variété quelconque de l'ontogénèse, il ne saurait être question.

4. Les Corrélations et l'Ontogénèse.

(Nos 27, 59, 62, 91, 92, 96, 165.)

Ces diverses constatations confirment ma conclusion que les processus tératologiques dérivent de la nature des échanges de l'organisme avec le milieu. D'autres faits, relevés au cours de mes recherches, et que j'ai signalés plus haut (p. 31), mettent en relief l'influence que les ébauches exercent les unes sur les autres. De mes observations personnelles, touchant la relation de la rétine avec le cristallin et avec les fossettes olfactives (fig. 12, 13, 16, 17, 18, 28), le foie et l'estomac (fig. 27), il faut rapprocher les diverses corrélations mentionnées par les auteurs. On est ainsi conduit à analyser les particularités de ces corréla-

tions. Ce n'est pas une ébauche déterminée qui dirige toutes les autres. L'ébauche du système nerveux, pour préciser, n'a pas, à ce point de vue, une importance spéciale ; l'existence d'une anomalie quelconque n'implique nullement un état tératologique ou morbide préalables du système nerveux. Mais les ébauches sont liées entre elles, en ce sens qu'elles se déterminent dans un certain ordre et d'une certaine manière. Toute différenciation des éléments cellulaires a pour cause et pour effet une modification des échanges de ces éléments avec les divers milieux internes et le milieu extérieur ; les sécrétions de ces éléments exercent une influence sur tous les autres, concurremment avec les divers milieux locaux. Toute différenciation en provoque nécessairement de nouvelles. Et dès lors, on conçoit l'ontogénèse dans son ensemble comme un enchaînement de différenciations et de croissances localisées, enchaînement provoqué par la multiplication des milieux internes et la diversité des sécrétions cellulaires, et les provoquant à leur tour.

5. La Phylogénèse.

(Nos 50, 165, 181.)

Les processus tératologiques et, d'une façon plus générale, les phases successives du développement embryonnaire, ont été depuis longtemps mis en parallèle avec les diverses formes animales placées en série suivant leur degré de complication supposée. Le parallélisme, d'abord purement comparatif, a été interprété comme traduisant des liens de descendance. De la présence d'une ébauche ou d'une forme larvaire, on conclut à une parenté directe et étroite ; de toute forme anormale, considérée comme un arrêt de développement, on conclut à une forme ancestrale quelconque, si éloignée soit-elle.

Divers auteurs ont élevé de graves objections contre cette manière d'interpréter les rapports de la phylogénèse et de l'ontogénèse. J'ai repris la question en faisant ressortir ce que la conclusion avait d'arbitraire. Outre que tous les états anormaux ne sont pas des « arrêts de développement », la simi-

litude des formes larvaires ou des phases embryonnaires n'implique pas forcément la parenté. Ainsi, la phase gastrula correspond à un ensemble de conditions actuelles qui tiennent à la quantité des enclaves que renferme l'œuf, à leur qualité et à la nature des échanges qui s'effectuent entre l'œuf et le milieu. Quoiqu'on en ait dit, la phase gastrula n'existe pas d'une façon constante et l'on n'arrive à ramener le développement de tous les animaux à ce schème arbitraire qu'en déformant les faits.

Quant à l'existence d'ébauches très comparables chez plusieurs organismes, elle indique souvent une parenté, mais simplement une parenté. Elle n'indique nullement que les animaux considérés descendent les uns des autres, et moins encore dans quel sens s'effectue la descendance ; elle n'indique qu'un point de départ commun. L'existence d'arcs branchiaux chez les Vertébrés terrestres, pour préciser, ne signifie pas forcément que leurs ancêtres aient eu des branchies. Celles-ci bourgeonnent aux dépens des arcs, chez les Poissons ; mais ce bourgeonnement ne se produit pas chez les embryons de Reptiles, d'Oiseaux ou de Mammifères. En fait, l'évolution s'effectue dans des directions différentes à partir d'une ébauche commune, et c'est dépasser les faits que de considérer l'une des directions comme la suite de l'autre ; il peut y avoir aussi bien divergence.

Seule, ressort des faits, la notion de parenté ; notion de première importance, car elle implique l'évolution tout entière. En effet, les différences constatées entre les organismes fondamentalement semblables, traduisent des variations héréditaires, tout cet ensemble de modifications simultanées ou successives d'où vient la diversité des êtres.

6. Déterminisme des phénomènes.

(Nos 41, 83, 165, 219.)

L'évolution, comme tous les phénomènes vitaux, reconnaît un déterminisme rigoureux. Ce déterminisme a été, est encore

nié sous des prétextes divers. On invoque notamment les résultats que l'on obtient quand on expérimente sur les œufs et les embryons. Les mêmes causes semblent produire des effets différents, des causes différentes semblent produire des effets analogues. Après Dareste, j'ai mis en relief toutes les raisons qui rendent compte de cet indéterminisme apparent. Les œufs d'Oiseaux, par exemple, objet immédiat de la controverse, ont déjà subi un commencement de segmentation au moment où ils sont pondus, cette segmentation est plus ou moins avancée suivant les œufs. Les actions mises en œuvre ne portant pas sur des objets semblables, la diversité des résultats s'ensuit comme un fait nécessaire.

J'ai examiné cette question fondamentale à diverses reprises, notamment dans ma *Tératogénèse* et dans mes *Recherches sur l'Hérédité et la Variation*. La discussion sort alors du cadre spécial de l'embryologie expérimentale et s'étend à l'ensemble des faits biologiques. J'ai montré qu'elle repose, non seulement sur l'oubli de la dissemblance des objets, mais sur une confusion touchant les mots *cause* et *action*. On prend généralement l'action pour *l'agent* qui l'exerce et l'on conclut à tort de la diversité des agents à la diversité des actions.

IV

L'Hérédité et la Variation

(Nos 75, 80, 101, 129, 130, 138, 157, 158, 165, 166, 167, 172, 182, 184, 185, 198, 200, 201, 207, 208, 210, 219, 238.)

A l'étude de l'Hérédité et de la Variation, j'ai consacré plusieurs années consécutives. Comme matériel, j'ai choisi les souris, d'un maniement commode. De nombreux expérimentateurs avaient déjà utilisé ce matériel, et je ne pouvais espérer découvrir un grand nombre de faits nouveaux. Mon but, d'ailleurs, était plutôt de revoir les faits connus et d'en mesurer l'exacte valeur. J'ai cependant obtenu des résultats nouveaux qui, s'encadrant dans l'ensemble des faits acquis, repris en détail et analysés de près, m'ont conduit à une conception nouvelle des processus.

La plupart des généticiens actuels considèrent que le phénomène essentiel de l'hérédité réside dans la ségrégation qui caractérise souvent la deuxième génération d'hybrides issus du croisement entre races pures, tandis qu'ils n'accordent aucune importance théorique à la dominance qui caractérise la première génération. Ce point de vue découle de la conception weismannienne, — devenue néo-mendélienne, — de la substance vivante : les particules qui forment cette substance seraient autonomes, indépendantes, interchangeables et se comporteraient toujours de la même manière dans toutes les circonstances ; les particules de deux organismes accouplés ne formeraient donc jamais de combinaisons durables, quelle que soit l'apparence des individus de première génération : l'existence des particules composantes devrait se révéler dans l'apparence des descendants. Donc il ne devrait jamais se produire d'intermédiaires stables, et la stabilité de certains hybrides (mulâtres,

par exemple) ne serait qu'une illusion : la comparaison d'un grand nombre d'individus permettrait de discerner entre eux des différences qui prouveraient l'existence de « facteurs » multiples et semblables se groupant en proportions variables.

Or, des croisements de souris de teintes diverses m'ont fourni

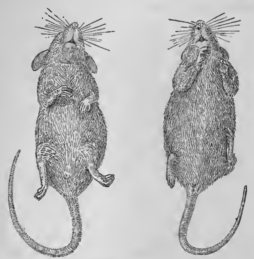


FIG. 29.— Souris normale, pour montrer l'attitude des pattes postérieures.

FIG. 30. — « Luxée » vue par la face ventrale.

des individus de coloration intermédiaire gris foncé, gris jaune, parfaitement stables. Il m'a été possible de montrer, en outre, que la « panachure » proprement dite, dont la stabilité n'est contestée par aucun généticien, est, indiscutablement, une teinte intermédiaire qui se produit comme toutes les autres et leur est très exactement comparable.

J'ai également montré, confirmant TOWER, que l'influence du milieu modifie les résultats d'un croisement déterminé. Le

même couple *gris* × *noir*, par exemple, donne, suivant les portées, soit des hybrides à coloration grise, dont les descendants se disjoignent en noir et gris, soit des individus gris foncé dont certains constituent une variation stable. Celle-ci dépend bien évidemment de l'interaction des gamètes, mais en fonction des influences que subissent les deux parents.



Fig. 31. — « Luxée » vue par la face dorsale. Fig. 32. — « Luxée » vue de profil.

Mes recherches montrent aussi que, si les variations issues de la fécondation sont héréditaires dans un certain nombre de cas, elles ne le sont pas nécessairement. La panachure, par exemple, qui apparaît chez divers individus de la même manière et avec la même localisation, persiste dans la descendance des uns et ne persiste pas dans celle des autres. Par contre, des variations étrangères à la fécondation persistent indiscutablement.

Mes expériences font ressortir aussi des faits relatifs à la production d'individus dominants par des récessifs, faits en opposition avec les théories à la mode et qui se ramènent à l'action du milieu. Enfin, l'apparition, au cours de mes élevages, d'une anomalie héréditaire des membres postérieurs (souris



Fig. 33. — « Luxée » vue de 3/4.

«luxée», fig. 29 à 33) est une nouvelle preuve de l'indépendance des variations de tout « facteur » préexistant.

Sur ce point encore, l'examen d'ensemble des faits observés par mes devanciers et par moi-même, m'a conduit à chercher leur explication rationnelle. Les résultats obtenus par les expériences de fécondations hétérogènes (Bataillon, Lœb, Kupelwieser, Tennent, Baltzer, etc.) m'ont

paru en relation extrêmement étroite avec tous les faits héréditaires connus. Quand deux gamètes entrent en contact, il n'y a pas coaptation simple de deux substances. Quel que soit le degré de similitude de ces deux gamètes, même s'ils appartiennent à deux individus de même souche, il existe entre eux une différence physico-chimique, et l'on peut dire que toute fécondation est, en principe, hétérogène. De cette hétérogénéité résulte une intéraction plus ou moins vive, une transformation des parties constituantes des gamètes, qui se traduisent nécessairement dans l'apparence morphologique de l'individu issu de la fécondation. Les transformations qui se produisent ainsi sont-elles locales, portent-elles sur une partie à l'exclusion des autres, comme le voudraient WEISMANN et les néo-mendéliens ? On ne saurait l'admettre ; une masse quelconque de protoplasme est formée par l'assemblage d'un nombre considérable de substances diverses, — substances plastiques de LE DANTEC, — qui sont des composés chimiques doués de propriétés définies. Ces propriétés ne s'exercent pas en dehors des contingences, mais en fonction des actions que ces substances subissent. Chacune d'elles subit, en particulier, l'action de ses voisines, exerçant à son tour une action sur elles. Suivant l'assemblage auquel elles appartiennent, elles manifesteront donc une propriété plutôt qu'une autre, et l'on peut dire qu'une masse quelconque de matière vivante constitue un tout parfaitement cohérent, dont les parties sont étroitement coordonnées entre elles ; toute modification qui en intéresse une se répercute sur l'ensemble et inversement. En conséquence, tous les caractères morphologiques ne sont et ne peuvent être que la *localisation* d'une modification globale de l'organisme.

Cela posé, comment comprendre la ségrégation et, notamment, le chassé-croisé de « caractères » que l'on observe fréquemment dans la descendance de deux individus différant entre eux par deux ou plus de deux particularités? Nous ne connaissons actuellement aucun corps dont les propriétés soient

réduites à l'unité et qui se comportent toujours de la même manière dans les conditions les plus diverses. Les substances colloïdes et autres qui composent la matière vivante ne manifestent des propriétés analogues que dans des conditions analogues. Or, il faut remarquer que les accouplements expérimentaux sont constamment effectués entre organismes extrêmement voisins. En se fusionnant, leurs gamètes forment un mélange complexe de substances, dont la plupart sont de même nature, dont les autres n'ont entre elles que des différences légères, de l'ordre des isomères, par exemple. Dans ce mélange, les unes conservent une activité physiologique très grande, les autres n'ont qu'une activité ralentie ; les premières prennent la part la plus grande à la formation de l'hybride de première génération. Lorsque se différencieront les gamètes de celui-ci, leurs substances constitutives seront réparties d'une manière quelconque, les substances paternelles et maternelles se rencontreront ou resteront isolées ; dans ce dernier cas, celles qui n'avaient qu'une activité ralentie recouvrent leur activité entière, elles prennent directement part à la formation de l'individu en manifestant, dans le nouveau complexe, les propriétés qu'elles avaient dans le complexe initial, puisque ces deux complexes diffèrent relativement peu l'un de l'autre.

Cette manière de comprendre l'hérédité a pour avantage de replacer la question dans le domaine physico-chimique dont les néo-mendéliens l'éloignent. De plus, en montrant comment l'organisme n'est et ne peut être qu'un tout formé de parties définies et parfaitement coordonnées, on montre en même temps comment une variation quelconque peut devenir héréditaire, quelle que soit son origine ; et l'on arrive à concevoir que la question de l'hérédité des « caractères acquis », question généralement mal posée, est celle de l'hérédité d'une *constitution* nouvelle, qui ne soulève aucune objection de principe.

D'autre part, on est amené à examiner la question de l'espèce. Aucun des critères successivement utilisés pour séparer les

espèces ne résiste à la critique, et l'on s'aperçoit que nous ne possédons aucune commune mesure entre les différences morphologiques et les différences physiologiques qui séparent les individus. Ceux-ci s'accouplent en fonction d'affinités, et de conditions diverses ; les lignées naissent puis se croisent avec d'autres lignées ou demeurent au contraire isolées. L'espèce est un pur concept et nous ne connaissons que des individus.

V

Les moyens de défense des organismes.

(Nos 73, 93, 106, 107, 119, 122, 132, 140, 144, 145, 147, 149, 163, 171, 178, 192, 193, 194, 195, 213, 223, 228.)

Une autre importante question est celle de savoir par quel mécanisme les diverses espèces vivantes persistent ou disparaissent. Il y a, en effet, une contradiction apparente entre le fait que les organismes vivent aux dépens les uns des autres, s'entredétruisent sans répit, et le fait que, cependant, un nombre suffisant d'individus de chaque espèce persiste. Pour supprimer la contradiction, les naturalistes admettent que chaque organisme possède un moyen de défense lui permettant de résister à toute agression. Ces moyens sont variés : dents, aiguillons, sécrétions corrosives ou malodorantes, procédés divers de dissimulation. Les organismes qui ne possèdent aucun moyen de cet ordre tireraient bénéfice de la ressemblance plus ou moins exacte qu'ils auraient, soit avec l'un ou l'autre des organismes munis d'un « moyen de défense », soit avec un objet inerte, non comestible pour les agresseurs (Mimétisme et Homochromie). Dans le premier cas, les agresseurs s'abstiendraient de toute poursuite ; dans le second cas, la victime éventuelle, prise pour une feuille, un caillou ou tout autre objet, passerait inaperçue.

Ce système classique ne rend pas compte des phénomènes. Il suppose que tous les animaux sont exactement construits comme l'Homme, voient, sentent, goûtent, entendent de la même manière que l'Homme et ne perçoivent rien qu'il ne perçoive. Or, l'observation la plus élémentaire prouve le contraire. Elle prouve aussi que les prétendues défenses n'ont pas l'effet utile que la théorie leur octroie. J'ai apporté sur ces divers points, des faits nouveaux.

La découverte d'une galle provoquée par la larve de *Balannus nucum* à *l'intérieur* des noisettes (cryptocécidie) (1) montre qu'il n'existe aucun rapport entre la protection du Ver et la prolifération des tissus végétaux. J'ai également montré que les Oiseaux voient fort bien des chenilles situées à l'intérieur des feuilles roulées (2). Abordant, d'autre part, la question de *l'homochromie*, j'ai montré, par des statistiques fondées sur des élevages, que la similitude des teintes n'arrête pas les parasites. Touchant l' « *adaptation chromatique* », j'ai mis en relief un certain nombre de particularités qui enlèvent à ce phénomène la signification de dissimulation qui lui est généralement accordée. Les expériences ont porté sur des Araignées du groupe des Thomises (*Thomisus onustus* et *Misumena vatia*). Ces Araignées deviennent jaunes sur fond jaune et blanches sur fond blanc. Sur tout autre fond, les blanches restent blanches, les jaunes deviennent blanches, le plus souvent ; exceptionnellement les blanches placées sur fond rouge jaunissent au bout d'un temps. Cette alternative limitée à deux couleurs n'a pas pour conséquence d'amener les Araignées à choisir des fonds blancs ou jaunes. Dans la nature, on les trouve sur des fleurs de toutes couleurs. De plus, certains individus ont des stries et des taches rouges plus ou moins étendues, couleur fixe que n'accentue ni n'atténue la teinte du fond. En conséquence, les Thomises sont très souvent hétérochromes, de sorte que leur variabilité chromatique n'a aucune signification, du point de vue «moyen de défense».

Le rejet de substances caustiques, malodorantes ou autres ne concourt pas non plus, forcément, à la « protection » des individus. De nombreux Insectes, par exemple, émettent par la bouche, dans certaines conditions, un liquide jaunâtre ou noirâtre. J'ai montré que ce dégorgement n'a pas lieu, chez les

(1) Fait vérifié par M. Pierre. *Rev. scient. du Bourbonnais*, 1913.)

(2) Fait vérifié pour la Mésange par M. Chaffelier, et pour la Musaraigne par M. Chopard. (*Feuille de J. nat.* 1912.)

Orthoptères Acridiens, chaque fois que l'on saisit l'animal. Quand on le saisit par l'extrémité les élytres ou par une partie quelconque du corps, sans exercer de compression, jamais l'animal ne dégorge. Au contraire, quand on le saisit par le thorax en appuyant un peu, ou quand on comprime divers segments des membres, l'animal dégorge plus ou moins abondamment. Il s'agit donc d'un dégorgement réflexe à localisation périphérique précise et non point d'une réaction défensive se produisant chaque fois que l'exige la sauvegarde de l'individu.

On en doit dire autant de l'attitude d'immobilité que prennent divers animaux, interprétée, d'ordinaire, comme une Simulation de la mort. C'est un réflexe qui joue en certaines circonstances, sans rapport nécessaire avec la défense de l'individu. Les recherches que j'ai faites à son sujet, et que je résume plus loin, le démontrent.

Souvent, néanmoins, nous constatons une ressemblance impressionnante soit entre deux organismes, soit entre un organisme et un objet quelconque. Sauf le cas où les ressemblances proviennent d'une communauté d'origine, notre constatation est une interprétation et le Mimétisme se ramène à un processus psychologique. Expliquant toujours l'inconnu par le connu, nous retrouvons dans tout objet une forme plus ou moins familière. Les contours mobiles des nuages nous suggèrent des comparaisons successives, aussi bien que la configuration des rochers. Ces comparaisons ne nous intéressent pas autrement, nous ne les faisons suivre d'aucune interprétation. Au contraire, quand elles portent sur les êtres vivants, nous recherchons aussitôt la signification de la ressemblance imaginaire : alors intervient le « moyen de défense ».

Or, il est facile de montrer que, dans bien des cas, la ressemblance n'a et ne peut avoir aucune valeur défensive. En particulier, j'ai montré que la dépouille de *Pieris brassicæ*, vidée, ratatinée, durcie par une larve de *Rhogas*, ressemble parfois étonnamment aux cocons des Hyménoptères campoplégides.

L'ensemble des circonstances démontre qu'il ne résulte aucun avantage de cette ressemblance.

Puisque la théorie des moyens de défense ne résout pas la contradiction constatée entre l'interdestruction constante des individus et la persistance des espèces, où trouver la solution de la *Vie et de la Mort des espèces*?

Il convient d'envisager les organismes dans leur ensemble et de se rendre compte, tant des propriétés qu'ils possèdent que des rapports qu'ils contractent les uns avec les autres à tous les points de vue. Tout animal ou toute plante a des « propriétés », des « affinités », grâce auxquelles il subit des attractions et des répulsions diverses. Prédateurs ou parasites ne poursuivent pas la première proie venue ; ils ont un régime toujours limité, si étendu qu'il soit ; deux organismes en présence ne se jettent donc pas forcément l'un sur l'autre. D'autre part, l'attraction qu'un organisme (victime) exerce sur un autre (agresseur) ne se manifeste pas à toute distance ; la victime a une zone d'influence plus ou moins bien circonscrite, mais toujours limitée ; elle n'attirera que les agresseurs qui pénètrent dans cette zone. La persistance ou la disparition d'un organisme est donc liée aux conditions qui rapprochent ou éloignent de sa zone d'influence les agresseurs éventuels. Ces conditions sont infiniment multiples; elles tiennent à l'organisme qui attire et à l'ensemble des influences cosmiques. Celles-ci ont pour effet de provoquer une redistribution constante des organismes. L'éclairement, la température, l'état hygrométrique, les émanations diverses changent à tout moment et, à tout moment, entraînent les déplacements des organismes dans les directions les plus diverses ; les eaux courantes, les vents, transportent graines et œufs en tous points. Au cours de cette redistribution permanente, les organismes passent et repassent dans le voisinage plus ou moins immédiat les uns des autres. Des attractions s'exercent alors. Leur fréquence dépend évidemment de la multiplicité des déplacements ; mais elle

dépend aussi des conditions inhérentes aux organismes. J'ai distingué plusieurs cas.

Tout d'abord la *densité*. A nombre au plus égal de victimes et d'agresseurs, la rencontre d'organismes isolés est une pure question de chance. Si, parmi les victimes, les unes demeurent isolées, tandis que les autres forment des groupes, ceux-ci attirent les agresseurs plus fortement que ceux-là ; les premiers persistent et les seconds sont détruits. En outre, le groupement des victimes retient les agresseurs et toutes les chances sont pour qu'ils détruisent tous les individus groupés. — Dès que le nombre des agresseurs dépasse le nombre des victimes, les chances de rencontre, c'est-à-dire de destruction, se multiplient pour ceux-ci d'une façon corrélative. La *quantité* des agresseurs est donc importante.

Outre ces circonstances, il en est d'autres qui suppriment toute possibilité de rencontre entre deux organismes. Ce sont celles qui ont trait à la dispersion géographique. Contrairement à ce que bien des naturalistes pensent, la répartition géographique d'un organisme ne coïncide pas nécessairement, en tous ses points, avec celles de l'organisme dont il se nourrit. D'une manière ou d'une autre, il existe presque toujours une aire d'étendue variable dans laquelle les victimes vivent seules, à l'abri de toute destruction. Cette *dispersion différentielle* affecte des modalités diverses, sur lesquelles je ne puis insister ici, et qui tiennent à des causes permanentes, périodiques ou occasionnelles.

En définitive, ces diverses conditions, dont l'existence ne saurait être discutée et qui dérivent des relations de l'organisme avec son milieu, expliquent la persistance ou la disparition des espèces d'une manière beaucoup plus rationnelle que l'intervention de prétendus « moyens de défense ». Il va sans dire que certaines dispositions anatomiques ou certains modes de fonctionnement peuvent jouer aussi un rôle ; mais tout prouve qu'il est accessoire.

VI

Ethologie et comportement

A l'étude de la *Vie et de la Mort des espèces*, se rattache étroitement, comme on le voit, celle de l'éthologie et du comportement des êtres vivants. Non pas, bien entendu, au simple point de vue de la précision des habitats ou de la description des mœurs, mais au point de vue du déterminisme. J'ai recueilli, à cet égard, un certain nombre de matériaux et obtenu des résultats appréciables.

1. Immobilisation réflexe et activité normale.

(Nos 180, 187, 188, 189, 192, 196, 205, 206, 218, 228.)

Le phénomène de la « simulation de la mort » n'est pas le moins impressionnant de tous ceux qui sollicitent l'attention des naturalistes. Pendant longtemps, j'ai cherché le moyen d'en aborder l'étude par la voie expérimentale, ne considérant pas comme dignes d'attention les essais nombreux qui consistent à laisser choir un animal d'un certaine hauteur, sur une table ou sur le sol. Le procédé ne peut rien apprendre et n'a rien appris.

J'ai été conduit à supposer que l'immobilisation provenait d'une excitation périphérique localisée et qu'il s'agissait d'un véritable réflexe. Les résultats obtenus démontrent le bien fondé de l'hypothèse. Par des pressions localisées, j'ai immobilisé une série d'Arthropodes connus pour « simuler » la mort. De plus, j'ai constaté que d'autres pressions, localisées sur d'autres points de la périphérie, rendaient le mouvement à l'animal immobilisé. Les données ainsi acquises m'ont alors amené à penser que ces réflexes n'appartenaient pas à un

groupe restreint d'Arthropodes, mais à un très grand nombre, sinon à tous. Effectivement, des excitations du même ordre réduisent à l'immobilité, pour un temps variable, les Arthropodes les plus divers ; des excitations antagonistes leur rendent le mouvement. Les différences entre les animaux résident surtout dans les localisations périphériques des réflexes. D'une façon très générale, cependant, la pression du thorax immobilise, tandis que la pression des tarses mobilise. Mais il existe d'autres localisations : on immobilise un papillon diurne en comprimant les deux ailes à leur racine ; on immobilise divers Carabes en comprimant l'une des pattes ; on arrête un Iulide en marche en comprimant la tête, etc. Le plus souvent, l'immobilisation n'est possible que si les tarses sont écartés de tout substrat, car la plus légère excitation de ces parties entraîne souvent la mise en mouvement. Même, il suffit de placer sur le dos divers Insectes, tels que des Libellules, pour les immobiliser aussitôt ; le retournement, en décollant les tarses du substrat, supprime une source d'excitations mobilisantes.

L'immobilisation résulte d'une contracture de certains muscles de l'Arthropode, contracture plus ou moins durable, qui disparaît sous l'influence d'excitations déterminant la contraction de muscles différents. La contracture est évidemment sous la dépendance des divers ganglions de l'Arthropode. Contrairement à l'affirmation de divers auteurs, j'ai démontré que le ganglion céphalique ne jouait pas un rôle prépondérant. Si, chez certaines espèces, l'ablation de la tête supprime ou rend difficile l'immobilisation, chez d'autres elle la facilite et chez d'autres n'entraîne pas la moindre modification. L'importance du ganglion céphalique est liée à l'importance des voies sensitives et sensorielles qui le traversent. C'est ainsi que les excitations qui frappent les yeux sont d'autant plus efficaces que la surface oculaire est plus grande ; souvent, il suffit d'aveugler l'animal au moyen d'un vernis pour faciliter son immobilisation ou la prolonger.

On retrouve des faits analogues chez les Vertébrés. Le très

ancien *experimentum mirabile* de Kirscher se rapporte, en effet, à l'immobilisation réflexe. Il suffit de renverser un Oiseau sur le dos ou de le placer dans différentes positions pour supprimer toute activité locomotrice. On obtient le même résultat avec beaucoup d'autres Vertébrés, notamment avec divers Batraciens anoures. Toutefois, le renversement ne suffit pas et il faut exercer une pression sur le thorax. Le réflexe antagoniste existe aussi chez les Vertébrés.

Suivant toutes probabilités, une contracture entièrement analogue peut se produire chez tous les animaux. Dès lors, la signification du phénomène d'immobilisation réflexe se dégage très nettement. Il ne s'agit pas d'un « instinct » maintenu et développé par sélection, qui aiderait à la sauvegarde de l'animal, mais d'un simple réflexe tenant à la constitution et au mode de fonctionnement du système nerveux. Ce réflexe et son antagoniste dominent l'activité tout entière des animaux. Suivant que les excitations venues du dehors frappent telle ou telle région du corps, et suivant leur intensité, les animaux sont arrêtés ou mis en mouvement. Quand ils sont arrêtés, l'immobilisation n'est jamais complète et se réduit à une simple immobilité, parce que les parties qui reposent sur le sol ou sur un substrat quelconque reçoivent, de ce fait, des excitations qui les maintiennent en état de mobilisation. Il suffit alors d'une excitation mobilisante faible pour les mettre en mouvement.

2. Tropismes et tactismes.

(Nos 94, 118, 125, 170, 215, 224, 236, 240, 246, 248.)

Mais cette mise en mouvement n'implique aucune direction. J'ai précisément insisté sur la distinction qui s'impose entre les excitations purement motrices et les excitations orientatrices. Souvent, à coup sûr, les deux excitations se confondent, mais parfois aussi, elles sont nettement dissociées. La dissociation s'observe avec une netteté particulière dans l'action du vent, que j'ai soigneusement analysée chez les Lépidaptères.

En plein vol, ces Insectes ne subissent nullement l'influence du vent ; ils volent vent debout ou vent arrière, coupent le vent dans toutes les directions ; mais ils se posent toujours sur les fleurs en faisant directement face au vent ; ils décrivent même un arc de cercle pouvant atteindre 180°, suivant la direction qu'ils suivent par rapport au vent au moment où ils vont se poser.

L'action de la lumière n'est pas forcément orientatrice, contrairement à l'affirmation habituelle. Quand un Lépidoptère diurne, par exemple, se trouve en plein soleil, il se déplace dans toutes les directions par rapport au soleil. Ce sont d'autres excitations du milieu qui déterminent ces directions .D'ailleurs, sur les plantes, la lumière ni aucun excitant n'exercent d'influence directrice, mais souvent une action motrice. C'est ainsi que la lumière intense détermine l'étalement de la corolle de certaines fleurs, notamment des Gentianées.

De plus, l'influence de la lumière, est nettement liée à l'intensité de l'éclairement. Les naturalistes parlent couramment d'animaux lucifuges ou lucicoles comme s'ils étaient bornés à deux alternatives seulement. Or, j'ai mis expérimentalement en évidence que les animaux sont sténophotes ou euryphotes tout comme ils sont sténothermes ou eurythermes, sténohalins ou euryhalins. Tel est le cas d'un Myriapode, *Schizophyllum mediterraneum*, qui sort en plein jour à la lumière diffuse, mais va sous les pierres quand le soleil brille sans atténuation.

Les chenilles processionnaires du Pin présentent un fait du même ordre. J'ai constaté que ces chenilles tissent constamment leur nid à l'extrémité des branches de Pin et toujours dans la direction Sud ou Sud-Ouest, c'est-à-dire, à la fois dans les parties éclairées et du côté le plus chaud. Ces chenilles, cependant, ne supportent guère la grande lumière ; mais, en plein jour la toile de leur nid atténue suffisamment l'éclat du soleil, et durant la nuit, la lumière de la lune, si

éclatante soit-elle, ne les repousse nullement ; elles subissent alors l'attraction de la chaleur.

D'autres influences interviennent. L'état hygrométrique de l'atmosphère ou du sol agit sur bien des animaux et les entraîne ici ou là. Les animaux particulièrement hygrophiles sont ainsi amenés, par étapes successives, à s'enfoncer sous terre et à vivre dans les anfractuosités du sol. La plupart des auteurs qui ont examiné la question ont admis que l'éclairement jouait, en la circonstance, un rôle prépondérant, sous prétexte qu'un grand nombre de cavernicoles sont aveugles ou munis d'yeux rudimentaires. En réunissant une série de faits probants, j'ai montré que l'humidité et la température interviennent, en ces circonstances, d'une façon presque exclusive, tandis que l'action de l'éclairement est tout à fait problématique.

J'ai plus particulièrement étudié les tropismes et les tactismes en soumettant des Araignées à l'action d'un diapason. Mes expériences ont porté sur *Tetragnatha extensa, Argiope bruennichi, Araneus diadematus*. Les vibrations orientent nettement et mettent en mouvement ces diverses espèces ; il suffit de poser le diapason sur le bord de la toile. Le fait a son intérêt par lui-même, puisqu'il montre, une fois de plus, le caractère impératif du tropisme : l'Araignée subit l'effet des vibrations quelle que soit la nature du corps vibrant. Mais, en outre, ces expériences apportent une indication nouvelle, relative au renversement des tropismes. Lœb et son école ont bien noté qu'un tropisme peut être renversé lorsque l'organisme éprouve un changement notable ; les Gammares placés dans l'eau acidulée vont à la lumière, tandis que placés dans une eau normale ils vont vers l'ombre ; divers animaux réagissent différemment suivant les phases de leur développement. Mes expériences montrent un organisme dont le tropisme change de sens, par le simple effet de la répétition à bref intervalle de la même excitation. Quand une Araignée

est venue au diapason un nombre n de fois, elle reste en place ou même s'éloigne à la $n+1^e$.

Au cours de ces diverses recherches, j'ai été naturellement amené à analyser de très près la notion même de *tropisme* et à montrer que la conception de LŒB, généralement admise actuellement, est inexacte. Suivant LŒB, le tropisme se confondrait avec le tonus musculaire : tout animal subissant une excitation effectuerait un mouvement de rotation tel qu'il vienne prendre une position symétrique vis-à-vis de l'excitant. Dans cette position, les muscles symétriques ayant une contraction tonique de même valeur, l'animal se dirigerait forcément vers l'excitant. S'il n'existait aucune position symétrique possible, l'animal serait animé d'un mouvement de manège : c'est ce qui se produit, par exemple, lorsqu'on recouvre de vernis l'un des deux yeux d'un Papillon.

En réalité, tonus musculaire et tropismes sont deux phénomènes distincts. Je le prouve par une série d'expériences caractéristiques. Si je place, par exemple, un diapason vibrant sur le prolongement de l'axe longitudinal du corps d'une Araignée placée au milieu de sa toile, et en arrière de cette Araignée, de telle manière qu'elle reçoive des excitations symétriques, elle se retourne brusquement et vient vers le diapason. Elle abandonne donc une position symétrique, ce qui est contraire à la conception de LŒB. De plus, si je mutile cette Araignée en amputant deux pattes du même coté, je la mets dans l'impossibilité de recevoir des excitations égales et symétriques, puisque les pattes sont tout particulièrement sensibles aux vibrations. Ainsi mutilée, si le tropisme se confondait avec le tonus musculaire, l'Araignée devrait effectuer un mouvement de manège sous l'action d'un diapason vibrant : en fait, elle vient directement et rapidement vers le diapason.

J'ai refait des expériences analogues avec divers Insectes en utilisant l'action de la lumière ; j'ai obtenu le même résul-

tat. En outre, j'ai pu préciser les rapports du tonus musculaire et du tropisme. Le premier masque le second dans un certain nombre de cas, notamment quand l'excitant mis en œuvre porte sur une surface étendue, directement en rapport avec les muscles des pattes et des ailes. Ainsi, un Papillon possédant une grande surface oculaire sera toniquement très affaibli par le vernissage d'un œil; il marchera et volera en tournoyant. Pourtant, il ne décrira pas un cercle fermé; il décrira une spire et ira finalement vers la lumière. Par contre, tout Insecte à surface oculaire réduite par rapport à l'ensemble du corps ira droit vers la lumière : chez lui le tonus musculaire dépend d'excitations d'un autre ordre. Tel est le cas du Frelon (*Vespa crabro*) : le vernissage d'un œil ne change en rien son comportement; mais il effectue aussitôt un mouvement de manège si, outre l'œil, on recouvre de vernis le thorax tout entier. La dissociation du tonus et du tropisme est ainsi très nette. Elle l'est aussi chez certains Diptères qui *marchent* en effectuant un mouvement de manège, tandis qu'ils *volent* droit, bien qu'ayant un œil aveuglé.

Une autre notion, non moins importante, ressort de mes expériences. Contrairement à la conception classique, il n'y a pas lieu d'opposer un tropisme *négatif* à un tropisme *positif*. Tout animal repoussé par un excitant se place d'une façon quelconque par rapport à lui et prend toutes les directions, sauf celle qui mène vers lui. Le fait est particulièrement net avec les Araignées et contribue à ruiner l'idée d'excitations symétriques.

Il y a donc deux réflexes distincts : l'un de direction, l'autre de translation, le tropisme et le tonus. Ces réflexes ne portent pas sur les mêmes, muscles.

En outre, il convient de remarquer que ces données nouvelles ne permettent pas de conserver l'assimilation, faite par Lœb, de tous les processus qui, chez les plantes et les animaux, produisent un effet d'orientation.

3. Notes éthologiques diverses

(Nos 103, 116, 133, 146, 159, 160, 168, 214.)

Les influences motrices et orientatrices dominent l'éthologie des organismes. Mais il n'est pas toujours possible d'aboutir à l'analyse des processus. Souvent, le naturaliste doit se contenter de noter les faits observés, en attendant qu'il puisse fournir à leur sujet une interprétation satisfaisante.

J'ai eu l'occasion de préciser les conditions éthologiques de la larve d'*Œdemera nobilis* Scop. On rencontre communément cette larve dans les tiges sèches de diverses plantes. Elle y est souvent en compagnie d'autres larves, et la question se pose de savoir si cette rencontre résulte d'une simple coïncidence ou dépend d'une relation plus ou moins étroite. Mes observations, rapprochées de celles de Perris, conduisent à affirmer qu'il n'y a aucune relation nécessaire entre les larves d'*Œ. nobilis* et tels ou tels autres endophytes. Mais ceux-ci, quels qu'ils soient, en sillonnant la moelle en tous sens, la rendent friable et molle, double condition favorable à la vie des larves d'*Œdemera*.

J'ai également découvert l'habitat des larves de deux Charançons, *Sibynia indigena* et *Larinus stehelinae*.

Le premier est une espèce récemment décrite, dont la larve restait inconnue ; je l'ai découverte dans les fleurs de *Dianthus monspessulanus* où s'effectue son développement complet.

Le second est une variété de *Larinus leuzeæ*. Quoique ne différant du type que par la taille, il pose un problème intéressant. L'œuf de *L. stehelinæ*, pondu dans les capitules de *Stehelina dubia*, se développe à leurs dépens, tandis que l'œuf de *L. leuzeæ* se développe aux dépens de *Leuzea conifera*. Les deux plantes coexistent dans certaines régions ; seulement la première est beaucoup plus abondante que la seconde. Avons-nous affaire à deux racessʎɥd iologiques dont les affinités sont exclusives, ou au contraire, la différence morphologique ne provient-elle

pas de la différence d'habitat ? Les circonstances ne m'ont pas encore permis de résoudre cette question qui touche directement aux problèmes de la variation et de l'hérédité.

Avec W. R. Thompson d'une part, F. Picard d'autre part, j'ai apporté quelques précisions relatives aux conditions d'existence d'une larve de Tachinaire et des larves de Braconides.

Nous avons montré que la première, *Minella chalybeata*, évolue entièrement chez un hôte adulte, fait qui, sans être exceptionnel, mérite de retenir l'attention. L'infestation a probablement lieu à la fin de la période larvaire.

Quant aux Braconides, l'opinion courante était qu'ils vivaient en parasites internes. Or, il semble que le parasitisme externe soit la règle chez les *Bracon*. La femelle pond sur les plantes, et il semble que, même si elles ne renferment aucune larve capable de servir d'hôte, l'attraction exercée par le végétal ait plus d'importance que celle que pourrait exercer l'Insecte dont se nourrira la larve de *Bracon*. Ces faits ne sont pas négligeables au point de vue de l'origine et du déterminisme du parasitisme.

Enfin, je signalerai mes observations relatives au régime alimentaire du *Schizophyllum mediterraneum*. On ignorait ce régime. J'ai pu constater, par l'observation directe, que ce Myriapode se nourrit de Champignons et de Lichens. Je l'ai rencontré broutant l'Oïdium qui pousse sur les feuilles de Chêne, ou le Lichen qui couvre soit les branches de certains arbrisseaux, soit les rochers. En captivité, je l'ai nourri avec des fruits.

4. Le Comportement.

(Nos 61, 108, 114, 121, 126, 127, 131, 134, 148, 151, 156, 161, 164, 169, 174, 175, 179, 191, 203, 212, 216, 222. 225, 226, 227, 231, 232, 233, 235, 237, 243, 245, 246, 249.)

L'étude du comportement des organismes retient depuis longtemps mon attention. Je ne me suis pas borné à décrire

simplement les faits observés, et c'est le déterminisme des phénomènes qui m'a préoccupé. Néanmoins, j'ai noté des faits qui, s'ils n'apportent aucun éclaircissement sur l'essence des phénomènes, fournissent pourtant d'utiles indications.

Je signalerai tout d'abord mes observations sur *Monodontomerus dentipes*, Hyménoptère parasite des Zygènes. Plusieurs individus se développent aux dépens d'une seule chenille et sont, à l'éclosion, enfermés dans le cocon filé par leur hôte ; l'un des individus perce alors la paroi et tous les autres sortent à sa suite par le même orifice. Une fois dehors, ils se comportent différemment suivant leur sexe. Ce sont généralement les mâles qui sortent les premiers ; ils se postent au bord de l'orifice et, dès qu'une femelle apparaît, se précipitent sur elle et s'accouplent. Chacun d'eux s'accouple plusieurs fois, mais toujours avec une femelle vierge.

Le comportement des larves renfermant un parasite a provoqué des assertions peu fondées. Suivant divers auteurs, ces larves se comporteraient de manière à protéger leur parasite : ou bien elles changeraient d'habitat ou bien elles acquerraient une forme spéciale. Sur les deux points, mes observations contredisent ces hypothèses. Les diverses larves que j'ai élevées ou observées dans la nature filaient leur cocon de la manière la plus normale ; or, plusieurs, renfermaient un parasite. *Zygœna occitanica* notamment, et en dépit d'affirmations contraires, tisse son cocon de la même manière et dans la même situation, qu'elle renferme ou non un parasite.

La chenille de *Vanessa Io*, de *Colias edusa*, *Mecyna polygonalis*, la larve de *Lina populi* etc, ne changent rien, non plus, à leur mode habituel. Elles conservent leur habitat ordinaire ; elles n'acquièrent pas une forme spéciale. On a cependant avancé que les chenilles infestées par une larve de *Rhogas* abandonnaient leur habitat normal et prenaient une ressemblance avec une Clausilie ou un objet quelconque. Il n'en est rien. Si des che-

nilles infestées quittent leur habitat normal, toutes ne le font pas, et d'autres le font qui ne sont pas infestées. Quant au changement d'aspect, il n'est pas niable ; mais il se borne au dessèchement et au ratatinement de la peau de la chenille vidée par le parasite. L'aspect varie suivant les individus et les espèces. S'il suggère parfois une comparaison avec un organisme ou un objet, la ressemblance ne peut avoir la signification de moyen de défense. D'ailleurs, si la dépouille ressemblait plus ou moins à un animal donné, l'habitat ne correspond pas à celui de cet animal, fait qui donnerait toute sa valeur à la ressemblance. Les larves infestées ne sont donc nullement douées d'une propriété spéciale, d'un instinct capable de sauvegarder leurs parasites.

Sur le Ver des noisettes, *Balaninus nucum L.*, au cours de recherches ayant un tout autre objet (V. p. 76), j'ai fait une constatation touchant directement la question de l'instinct. Au dire de J. H. FABRE, lorsque la larve abandonne la noisette, au moment de la métamorphose, elle creuse la paroi du péricarpe en un point quelconque, toujours différent du point où l'œuf a été déposé. L'assertion paraît acceptable, car il semble, *a priori*, que la larve n'ait qu'un nombre très limité de chances de retomber sur le point même par où elle est entrée à l'état d'œuf, si ce point n'est signalé par aucun repère. Or, de mes observations multipliées, il résulte que la larve sort *toujours* par le point de pénétration, extérieurement marqué par une légère intumescence. Cette coïncidence constante s'explique par le fait qu'à l'intumescence correspond, du côté interne du péricarpe, une légère dépression due à la formation d'une galle (v. p. 60). Les bords de cette dépression donnent plus facilement prise aux mandibules de la larve que les autres parties de la paroi. En l'absence de galle, il n'y a pas de dépression; l'orifice de sortie ne coïncide plus, alors, avec l'orifice de pénétration.

Les rapports des Insectes et des plantes ont été parfois attri-

bués à un « instinct botanique ». Des observations comparées, sur des larves de *Larinus vittatus* qui vivent exclusivement dans les capitules de diverses Carlines, fournissent une indication à ce sujet. *Carlina acanthæfolia* sécrète un latex blanc qui suinte dès les premières morsures de la larve, la baigne et devient visqueux à l'air libre. *Carlina corymbosa* ne sécrète rien de pareil ; en cela réside une différence qui ne semble pas négligeable, mais que néglige pourtant la larve. D'autre part, on sait que les affinités de divers Insectes pour les plantes ne se superposent pas aux classifications établies par l'Homme.

L'accouplement et la ponte des *Larinus* donne un exemple de comportement dont l'« utilité » n'apparaît guère. Ces Charançons ne procèdent pas tous de la même manière quand ils introduisent leurs œufs dans les tissus végétaux. Les uns enfoncent leur rostre entre les fleurons des Composés, les autres perforent la paroi latérale du réceptacle ; les premiers déposent leur œuf, puis s'éloignent ; les seconds déposent, en même temps que l'œuf, un paquet de glaire qui déborde l'orifice ; ils se retournent alors et tapent avec leur rostre sur la glaire, comme pour l'aplanir et régulariser la surface. Ce mouvement échappe à toute interprétation valable.

L'observation de l'accouplement d'un mâle de Mante décapité donne une indication fort importante sur l'Instinct. Il s'agit d'un mâle qui, au moment où il venait de s'approcher d'une femelle, fut saisi par elle et rapidement décapité. Le mâle n'en resta pas moins agrippé à la femelle, l'abdomen effectuant des mouvements précis : l'accouplement eut lieu. L'absence des ganglions cérébroïdes met en complète évidence le caractère strictement réflexe de l'ensemble des mouvements constituant l' « instinct » de l'accouplement.

Le comportement de *Rielia manticida*, Proctotrupide parasite des Mantes, fournit un exemple net de «sélection du pire».

Ce parasite pond dans l'oothèque de Mante; il se fixe auparavant sur les adultes, mâles ou femelles; quand il est sur les femelles, tout va bien, il pondra aisément dans l'oothèque; quand il est sur le mâle, il y demeure indéfiniment et ne change même pas au moment où les Mantes s'accouplent. Il ne pourra donc se reproduire.

De plus, aussitôt fixé sur les Mantes, le parasite perd ses ailes, ce qui est un désavantage manifeste et s'oppose à un changement d'hôte.

D'autres instincts se ramènent à des processus tout différents. Les naturalistes ont souvent insisté, depuis Réaumur, sur la possibilité qu'auraient les femelles de certains Insectes de pondre leurs œufs isolément, de façon à supprimer toute compétition entre les larves. Soumis à l'analyse, ce soi-disant instinct de l'isolement se trouve répondre à deux processus distincts.

Dans le premier cas, l'isolement est secondaire. La femelle pond un nombre quelconque d'œufs en un même point. (*Larinus vittatus*, *Olethreutes oblongana*, etc.). Quand les larves écloses se rencontrent, elles s'entretuent et, finalement, il n'en reste qu'une. Des expériences faites avec *Olethreutes oblongana*, qui habite les capitules de *Dipsacus sylvestris*, montrent d'une façon tout à fait nette ces combats d'où résultent l'isolement. Or, dans les conditions spontanées, les rencontres ont forcément lieu lorsque la moelle dont les larves se nourrissent ne les sépare plus.

Dans le second cas, l'isolement ou la coexistence sont une question de chance. Une statistique, faite sur 5.316 noisettes, m'en a fourni la preuve. Pour cette statistique, les noisettes infestées par la larve de *Balaninus nucum* constituent un matériel de choix, parce que la place de tous les œufs déposés est marquée, d'une manière indélibile, sur la face externe du péricarpe. J'ai pu ainsi constater que la proportion des noisettes piquées était de 7 à 8 0/0. Dans ces conditions, la coexistence de deux parasites dans une même noisette ne pou-

vait se produire, et ne s'est produite, qu'un petit nombre de fois ; cette coexistence ne se produit que sur 4 0/0 des fruits infestés. La rencontre de plus de deux larves ne peut être qu'exceptionnelle : j'ai compté 3 sur 1.000 pour la coexistence de 3 larves, et 1 sur 1.000 pour la coexistence de 4 larves, chiffres conformes aux probabilités. C'est au jeu des probabilités que se ramène l'instinct, en l'occurrence.

L' « instinct» se présente d'une toute autre manière chez les Cassides. Les larves de ces Insectes portent leurs excréments accumulés sur une fourche fixée à l'un des derniers segments de l'abdomen. Ces larves tiennent leur abdomen relevé en haut,

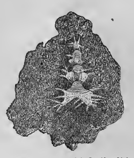


FIG. 34. — Face inférieure d'un paquet stercoral de *Cassida rubiginosa* montrant les exuvies emboîtées les unes dans les autres. La plus ancienne tout à fait en avant.

de telle sorte que la fourche et le paquet stercoral recouvrent le corps entier. Pour expliquer cette « habitude », les naturalistes ont fait des suppositions variées : protection contre le soleil, moyen de défense contre les agresseurs etc. Mais toutes les suppositions possibles perdent entièrement leur valeur devant ce simple fait que les larves de toutes les espèces de Cassides ne portent pas de paquet stercoral. Toutes, pourtant, possèdent une fourche à laquelle s'accrochent les mues successives (fig. 34 et 36), toutes ont exactement la même attitude et vivent

dans les mêmes conditions. En fait, la formation d'un psquet stercoral dépend de la structure du tube digestif. Chez toutes les larves de Cassides, l'abdomen se compose de 10 segments, dont 8 seulement sont constamment visibles ; les deux derniers s'emboîtent l'un dans l'autre et tous deux dans le 8e. Au moment de la défécation, ces deux derniers segments se dévaginent. En outre, chez certaines espèces, le rectum se dévsgine lui aussi et décrit une légère courbe à concavité antérieure (fig. 35) ; par suite, les excréments, projetés en avant, retom-

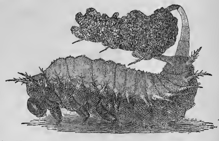


Fig. 35. — *Cassida rubiginosa* montrant le paquet accumulé sur la fourche et le rectum dévaginé.

bent sur la fourche, s'accrochent aux exuvies et s'sccumulent. Chez d'autres espèces, le rectum ne se dévagine pas et les excréments retombent en arrière, sur le sol : il ne se forme pas de paquet stercoral (fig. 36).

Ainsi, tout dépend d'une simple disposition anatomique, ssns conséquences utiles pour l'individu. L'insecte ne prend pss activement part à la formation du paquet stercoral. Il n'intervient même pas pour refouler en avant les parties les plus anciennement déposées. La progression du paquet se fait mécaniquement : à chaque mue, l'exuvie nouvelle refoule la précédente, de sorte que le paquet se trouve reporté tout en avant ; les excréments s'accumulent en arrière au fur et à mesure de leur production.

La ponte et l'alimentation des Cassides donnent aussi lieu à des remarques importantes. Les œufs sont toujours déposés à la face inférieure des feuilles, tandis que les larves ou adultes mangent le plus souvent à la face supérieure. Si l'on retourne les feuilles, rien n'est changé, en ce sens que les femelles continuent à déposer leurs œufs sur la face inférieure devenue supérieure et à manger, de même que les larves et les mâles, à la face supérieure devenue inférieure.

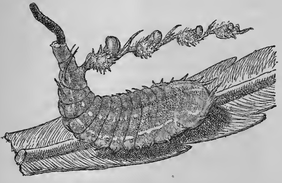


FIG. 36. — *Cassida stigmatica* montrant la fourche avec les mues successives, la première est la plus ancienne. Le rectum ne se dévagine pas.

Ces faits s'expliquent par la structure des feuilles. Les nervures font une saillie plus considérable à la face inférieure qu'à la face supérieure, disposition qui facilite l'évagination de l'ovipositeur. D'autre part, l'épiderme de la face supérieure recouvre immédiatement le tissu palissadique riche en protoplasme et chlorophylle ; en outre, cet épiderme offre moins de résistance aux mandibules que l'épiderme de la face inférieure : cette double condition entraîne l'insecte sur la face supérieure.

Ainsi, en toute occasion, le comportement est lié aux cir-

constances ; qu'il s'agisse du paquet stercoral, de la ponte ou de l'alimentation, l'instinct se réduit à une conformation anatomique et aux conditions immédiates de l'environnement. On ne peut dire, ni que le paquet stercoral représente un avantage, puisque les Cassides qui en sont dépourvues vivent aussi bien dans des conditions toutes semblables ; — ni que le lieu de ponte tienne à une nécessité de protection, puisqu'il est lié non à une situation donnée par rapport aux feuilles, mais à la structure de celles-ci.

Abordant plus directement l'étude de l'instinct, je me suis adressé à des larves vivant à l'intérieur des tissus végétaux. *Olethreutes oblongana* pose la question de l'« instinct prophétique ». Cette chenille de Microlépidoptère habite dans la moelle des capitules de *Dipsacus sylvestris* et la mange ; elle y subit toutes ses transformations et en sort à l'état d'imago. Celui-ci trouve une issue toute faite, c'est un orifice creusé par la chenille qui facilite le passage à travers la paroi un peu dure du réceptacle : la chenille ne préparerait-elle pas les voies au papillon ?

L'examen d'un très grand nombre de capitules de tout âges permet de reconstituer la suite des événements et d'affirmer que l'orifice est une simple conséquence de l'alimentation de la chenille. Au début, celle-ci mange une moelle fraîche et très aqueuse ; progressivement, cette moelle se dessèche, se durcit, sa consistance ne diffère pas alors beaucoup de celle des parois du réceptacle, de sorte que la chenille passe, par transitions ménagées, d'un tissu mou et friable à un tissu sec de plus en plus dur. Elle entame alors la paroi même du réceptacle et parvient au contact des graines. Elle en dévore le contenu, tout en respectant leur enveloppe sous laquelle elle creuse une galerie superficielle, de longueur variable, communiquant avec la cavité du réceptacle. L'imago utilise cette voie et arrive à l'extérieur. Mais on ne peut dire que la chenille ait prévu ses besoins ultérieurs. Soumise à des condi-

tions purement actuelles, en fonction de son organisation, elle est conduite par degrés successifs jusqu'aux akènes. Parfois, d'ailleurs, elle creuse deux orifices semblables, ce qui montre bien le déterminisme du processus. En comparant ce comportement à celui d'autres larves, on constate aisément qu'il ne présente aucune particularité due au fait que l'imago sera ultérieurement enfermé dans une cavité close.

La question de l'instinct prophétique se présente d'une manière un peu différente dans le cas d'*Agromyza œneiventris*. C'est une larve de Diptère qui habite la moelle des tiges de Cirses. Aux approches de la métamorphose, elle gagne les couches voisines de la périphérie, entame le bois dur et laisse l'écorce intacte. La pupaison a lieu un peu en arrière de cet orifice ébauché. A défaut d'expériences que je n'ai pu encore effectuer, des données d'éthologie comparative éclairent un peu le déterminisme de ce comportement. Une autre Agromyze procède d'une manière un peu différente; arrivée à l'écorce, elle subit un mouvement de recul, mais elle revient bientôt vers l'orifice qu'elle a commencé de pratiquer et sort définitivement. La marche des événements est donc la même au début; il semble que *A. œneiventris* se transforme en pupe au moment où elle va sortir de la tige et l'on ne peut dire qu'elle prépare une sortie pour l'imago. Ici, comme pour *Olethreutes*, la liaison de l'organisme avec les conditions actuelles ne fait aucun doute.

En toute occasion, cette liaison ressort quand on analyse d'autres comportements, tel celui de *Pontania proxima*. C'est une larve de Tenthrédine, très commune, qui détermine une galle sur les feuilles des saules. Les observateurs qui, depuis Réaumur, ont examiné cette galle ne se sont pas arrêtés sur un détail, minuscule en apparence, qui méritait cependant de retenir leur attention. Ils ont bien constaté la présence à peu près constante d'un orifice faisant communiquer la cavité de la galle aveo l'extérieur, mais sans remarquer que cet orifice

se trouve *toujours* à l'extrémité distale de la galle et s'ouvre sur la face inférieure de la feuille. Suivant toute évidence, cette situation constante répond à un déterminisme précis. On ne saurait admettre ou que cet orifice est un simple soupirail, ou une voie d'évacuation des excréments. Dans l'une et l'autre hypothèse, la situation n'aurait aucune importance. D'ailleurs, l'expérience prouve que la larve vit aussi bien dans une galle close. On ne peut davantage parler d'instinct prophétique, de préparation pour la sortie de l'adulte, car celui-ci possède tous les moyens de se frayer un passage.

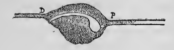


FIG. 37. — Coupe longitudinale d'une galle de *Pontania proxima* montrant le trajet suivi par la larve.

Pour comprendre la signification de cet orifice, il faut examiner soigneusement les rapports de la larve avec les tissus végétaux au milieu desquels elle vit. On se trouve, alors, devant un cas très analogue à celui d'*Olethreutes oblongana*. Le tissu qui entoure immédiatement la galle est un tissu aqueux, tendre, qui se développe d'arrière en avant, à mesure que la galle s'accroît, formant une traînée relativement étroite. La larve mange d'abord ce tissu spongieux et le mange plus vite qu'il ne prolifère ; elle est ainsi amenée vers la partie distale de la galle, jusqu'au niveau de l'épiderme, très mince. Elle pratique ainsi un canal qui traverse la galle dans le sens de la longueur et détruit l'épiderme antérieur, sans que cela ait pour elle la moindre utilité (fig. 37). *Olethreutes oblongana* ne procède pas autrement et l'orifice n'a pas plus de signification dans un cas que dans l'autre. Parfois, sans doute, les circonstances suggèrent des interprétations étrangères aux faits ; le déterminisme néanmoins reste le même et se résout dans la liaison étroite de l'organisme avec son milieu.

J'ai abordé une autre partie du problème de l'instinct en étudiant les chenilles de *Myeloïs cribrella*. Cette chenille vit aux dépens des capitules de divers Chardons, puis s'introduit dans leur tige lorsqu'elle a atteint son complet développement larvaire. Cette migration représente un instinct au sens propre, et qui paraît relativement simple.

Son étude exigeait une connaissance aussi complète que possible de l'Insecte. Aussi ai-je procédé à des recherches attentives. J'ai relevé divers faits importants, relatifs à la dispersion (v. p. 63), à l'affinité comparée de la femelle pondeuse et des larves pour la même plante. Ainsi que Picard l'avait précédemment observé pour la Teigne des pommes de terre, j'ai constaté que la chenille de *Myelois cribrella* était plus fortement attirée que l'imago par certains Chardons. L'importance de cette constatation ne saurait échapper.

Quant au fait même de la migration que la chenille effectue à un moment précis de son existence, j'en ai établi le déterminisme avec une approximation suffisante. Pendant toute la durée de son développement larvaire, la chenille est fortement attirée par les capitules des Chardons sur lesquels elle est née ; elle pénètre dans ces capitules en les perforant au point d'insertion du pédoncule et dévore la substance du réceptacle. Elle passe ainsi d'un capitule à l'autre. A partir du moment où elle a atteint son développement complet, la chenille cesse de manger; elle est alors *repoussée* par les capitules. J'en ai fait la preuve expérimentale au moyen d'essais variés qui avaient pour but de contraindre la chenille mûre à pénétrer dans les capitules. En dépit de la diversité des moyens utilisés, je n'ai pu y parvenir ; or, la même chenille pénètre d'emblée dans n'importe quel autre tissu végétal et y demeure. C'est un exemple de répulsion par la plante nourricière ; j'en ai constaté d'autres, notamment chez la chenille de certaines Zygènes, et qui ne correspondent manifestement à aucune utilité.

Ce premier point acquis, restaient à connaître les influences qui incitent la chenille à s'enfermer dans les tiges. Repoussée par

les capitules, elle pourrait aussi bien tisser un cocon à l'air libre et s'y transformer. Or, de toute évidence, le comportement dépend, en dernière analyse, de l'éclairement. En effet, placées à l'obscurité et dans certaines conditions, les chenilles mûres qui sortent du capitule ne pénètrent pas dans la tige disposée tout à côté ; mais elles se déplacent et stationnent dessus, sans esquisser le moindre mouvement de forage. Portées en pleine lumière, ces chenilles ne tardent pas à tarauder la tige et à s'y enfermer. Elles ne sont d'ailleurs pas également sensibles à toutes les radiations lumineuses ; de beaucoup, la lumière blanche est la plus active et il suffit de supprimer les rayons ultra-violets, au moyen d'un écran d'ésculine, pour arrêter tout mouvement de taraudage.

Sans nul doute, *Myeloïs cribrella* est une chenille sténophote et l'influence de la lumière domine tout son comportement. Cette influence détermine le mode d'alimentation, c'est-à-dire la pénétration dans les capitules ; puis elle provoque la pénétration dans les tiges lorsque les capitules, cessant d'attirer, repoussent. A tout instant, l'animal se trouve ainsi lié aux influences extérieures. Mais ces influences s'exercent sur un organisme qui se développe et éprouve, de ce chef, des modifications successives. Celles qui touchent à l'état constitutionnel, fonction des états antécédents et des influences actuelles, entraînent les variations dans l'effet produit par ces influences actuelles. Dans cette interaction permanente et dans ses effets n'intervient aucune nécessité de « défense » ou de « protection ». On n'aperçoit rien qui puisse passer pour un résultat de la sélection ou paraisse lié à une influence mystique surajoutée. Dans ce cas particulier, l'instinct n'est et ne peut être que la manifestation d'un état constitutionnel et de ses variations en fonction du milieu.

Ce cas particulier, toutefois, éclaire dans une mesure appréciable bien d'autres comportements, ceux que caractérise une migration active ou passive. Tous les changements d'hôte qu'effectuent un certain nombre de parasites résultent pro-

bablement de la répulsion qu'exerce, à un moment donné, la substance nourricière. Une fois sortis de l'hôte, les parasites sont soumis à des influences diverses qu'il faudrait déterminer pour chacun d'eux ; mais la migration reconnaît essentiellement le même déterminisme.

Ces contributions à l'étude de l'instinct laissent presque entières certaines faces du problème. Elle ne nous apprennent rien sur le comportement compliqué de divers Hyménoptères. A leur sujet, Marchal, Ferton, les Peckham ont apporté d'utiles précisions qui contribuent à réduire sensiblement l'inexplicable et le merveilleux dont tant d'auteurs ont fait état.

Tout d'abord, les Sphégiens qui donnent un coup d'aiguillon à leurs victimes et semblent frapper à coup sûr, savent-ils où se trouvent les points sensibles? Pour peu que l'on observe avec attention, on constate que les Pompiles ne touchent pas toujours, ni souvent, leur proie du premier coup. Marchal et Ferton indiquent que les *Cerceris* et les *Sphex* n'atteignent pas, ne peuvent même pas atteindre directement les ganglions nerveux. J'ai pu confirmer ces indications et montrer expérimentalement que l'aiguillon des Pompiles ne peut traverser les téguments d'une Araignée qu'au niveau des interlignes articulaires. Le venin diffuse rapidement à partir du point de pénétration ; des Araignées piquées au niveau de l'orifice anal sont très rapidement paralysées et, parfois, comme foudroyées. Rien n'oblige donc le prédateur à « choisir » un point spécial des téguments ; il pique où il peut, le point où il pique est déterminé par la position relative des deux antagonistes au moment où l'un saute sur l'autre.

J'ai montré l'importance de cette position initiale, en expérimentant avec *Mellinus arvensis*, Sphégien qui capture des Muscides. En plaçant la Melline dans un tube, assez large pour lui laisser l'entière liberté des mouvements, mais assez étroit pour que sa position relative vis-à-vis des Mouches varie

d'une façon assez marquée, on obtient des résultats extrêmement nets. Parfois elle les saisit de telle sorte que l'aiguillon porte directement sur la partie dorsale du thorax où n'existe aucun interligne articulaire. L'aiguillon glisse alors sur les téguments et glisse jusqu'au moment où, la Mouche se débattant, la position réciproque des deux Insectes change : l'aiguillon, qui darde au hasard, peut rencontrer un interligne articulaire et pénétrer.

Quant au coup d'aiguillon lui-même, il n'est qu'un réflexe provoqué par le contact du prédateur avec la victime. Parfois, en effet, la Melline saisit la Mouche par l'extrémité de l'abdomen; de cette manière il n'y a aucun contact immédiat entre le thorax de la première et le corps de la seconde. Quelles que soient alors la violence et la durée des mouvements de celle-ci, jamais l'aiguillon de celle-là ne sort, jamais l'abdomen ne se recourbe comme s'il cherchait le point à piquer. De toute nécessité, il faut que la Mouche, en se débattant, vienne heurter contre le thorax du *Mellinus* : aussitôt l'aiguillon sort et frappe.

Ces constatations m'ont conduit à reconstituer le comportement de divers Sphégiens et notamment de l'Ammophile, qui capture des chenilles et leur donne un nombre variable de coups d'aiguillon. Il devient évident que les mouvements de la chenille capturée déclenchent les coups d'aiguillon, et que ceux-ci se succèdent jusqu'à ce que la chenille soit inerte. D'ailleurs, l'aiguillon pénètre exclusivement dans le sillon qui sépare deux anneaux et ne peut pénétrer ailleurs.

La capture elle-même se ramène à un mouvement réflexe, plus exactement à une attraction, à une sorte d'appétition. Les Mouches attirent *Mellinus arvensis*, et exclusivement les Mouches. Tout autre Insecte, même d'aspect tout à fait comparable, produit un effet net de répulsion. J'ai enfermé avec une Melline une Tenthrède morphologiquement voisine de certaines Mouches; non seulement la Melline ne saute pas sur elle, mais si on bloque les deux Insectes au fond du tube, le

Sphégien repousse violemment la Tenthréde. La vue n'intervient pas.

Voici donc une partie de l'instinct des Sphégiens dépouillée de son mystère. Cette partie n'étant pas indépendante de l'ensemble, toutes les chances sont pour que le comportement en entier se ramène à des processus accessibles à l'étude.

J'ai fait des recherches sur d'autres Arthropodes. J. H. Fabre accorde à diverses Araignées la même science anatomique qu'aux Hyménoptères ; il affirme qu'elles saisissent leur proie par la « nuque », afin de toucher plus rapidement le ganglion cérébral. Les expériences que j'ai faites sur les Thomisides, des Epérides et des Agélénides montrent des faits entièrement analogues à ceux que je viens de résumer. Les Thomisides (*Thomisus onustus* et *Misumena vatia*) capturent les Mouches ou les Abeilles comme elles peuvent ; l'existence d'un aiguillon chez la victime ne joue aucun rôle et ne modifie nullement le mode de capture. Quelle que soit la partie du corps par laquelle est saisie la victime, le venin des chélicères entraîne rapidement la mort. Les Epéirides ne « choisissent » pas davantage la partie du corps qu'elles mordent. Ces Araignées, on le sait, emmaillotent la proie qui vient de tomber sur leur toile et la mordent une fois emmaillotée. Le point sur lequel porte la morsure dépend exclusivement de la position relative des deux animaux au moment où l'Araignée cssse de faire tourner sa victime. Si la rotation a lieu suivant l'axe longitudinal du corps, la morsure porte sur une partie quelconque du thorax ou de l'abdomen ; si la rotation a lieu suivant l'axe transversal, la morsure porte sur l'extrémité de l'abdomen ou sur l'extrémité céphalique. En somme, le lieu d'élection de la morsure est déterminé par des conditions très analogues à celles qui le déterminent pour les Sphégiens. L'analogie est complétée par ce fait que si la victime a une carapace un peu dure, l'Araignée mord à diverses reprises jusqu'à ce qu'elle tombe sur un pli articulaire ou sur une partie molle quelconque.

Si la capture et la piqûre des proies sont une partie importante du comportement des Arthropodes, elles n'en sont qu'une partie Une connaissance plus étendue de ce comportement s'impose pour aboutir à une analyse complète de l'instinct. J'ai pu examiner diverses phases du comportement des Ammophiles, antérieures ou consécutives à la capture des chenilles. Pendant qu'elles creusent leur terrier, les Ammophiles se comportent de façons différentes suivant les espèces : les unes dispersent les déblais, les autres en font un tas en forme de cône à quelque distance ou à l'orifice même du terrier. J'ai constaté que le même individu change de procédé suivant les moments, tantôt disperse et tantôt fait un tas. Aucun des deux modes ne s'impose donc comme une nécessité favorable soit au creusement, soit à la vie ultérieure de la larve.

La confection d'un terrier ne semble pas non plus s'imposer comme une nécessité inéluctable, indépendante des circonstances. *Ammophila heydeni*, par exemple, peut fort bien utiliser le même terrier pour deux pontes successives, alors que, théoriquement, elle pond un seul œuf par terrier. Le creusement d'un terrier n'est donc pas le préambule obligé de la capture d'une proie et de la ponte.

La spécificité des proies donne lieu à des considérations analogues. La femelle recherche presque exclusivement une proie déterminée et les changements de régime n'ont lieu que d'une manière exceptionnelle. A l'ordinaire, elle explore longuement, multiplie les allées et venues, au lieu de capturer la première proie rencontrée. On en a conclu, un peu hâtivement, que le développement de la larve exigeait un régime déterminé. Il n'en est rien. Les affinités exclusives de la femelle ne correspondent pas du tout aux « besoins » de la larve. Celle-ci se développe sur des proies variées. J. H. Fabre l'avait déjà constaté ; j'ai pu refaire et préciser l'expérience. Ces affinités exclusives de la femelle n'aboutissent qu'à une dépense inutile, sinon nuisible, d'énergie.

La nature des proies soulève elle-même une importante question. La plupart des Sphégiens pondent sur de la chair vivante alors qu'eux-mêmes se nourrissent des sucs des fleurs. Cette opposition entre le régime de l'adulte et celui qu'il donne à ses larves n'a pas manqué de surprendre. Ne serait-ce pas là, l'un des effets les plus nets de l'instinct, stimulus interne? Ou faudrait-il admettre, pour l'adulte, le souvenir de sa vie larvaire? Ces hypothèses ne résistent pas à la critique, si l'on consent à examiner tous les faits, au lieu de se borner à ceux-là seuls qui concernent les Sphégiens. Les oppositions de régime sont fréquentes et souvent beaucoup plus marquées que chez les Ammophiles, les Pompiles, lcs Sphex, les Philanthes, etc. Ceux-ci, souvent, tirent un profit personnel de leurs captures et l'on a pu mettre en avant, l' « intérêt individuel » pour expliquer le contraste. Dans bien d'autres cas, cet intérêt individuel n'entre pas en ligne de compte. De nombreux Papillons aspirent le suc des fleurs et pondent sur des plantes qu'ils sont incapables de manger : l'opposition est exactement du même ordre, à un degré plus marqué.

En réalité, il faut envisager la question d'un autro biais et nous demander, non pas quelle influence conduit la femelle à placer ses œufs dans les conditions les meilleures, au point de vue de leur régime alimentaire, mais bien si elle les place vraiment dans de telles conditions. Les faits fournissent aussitôt la réponse. Aucune femelle n'est guidée par le souci de sa progéniture ; elle subit une attraction et dépose ses œufs sur le substrat qui l'attire. Il se pourra que ce substrat entre dans le régime des larves ; mais le contraire se produira également. Aux Sphégiens et aux Papillons s'opposent les Vésicants qui pondent sur les fleurs que ne mangent pas les larves ou enfouissent leurs œufs dans le sol, et nombre d'autres Insectes qui procèdent d'une manière analogue. Là, encore, tout ne se passe pas pour le mieux, et les espèces qui persistent sont celles qui se trouvent dans les conditions les moins défavorables. En pondant sur des substrats quelconques, la femelle fait courir à

ses larves les plus grands risques. Beaucoup ont, à coup sûr, disparu ; d'autres n'ont persisté qu'à la faveur de complications inutiles, voire dangereuses. Les Triongulins, qui éclosent sur les fleurs ou dans le sol et ne survivent que s'ils sont transportés par des Abeilles ou rencontrent un nid d'Hyménoptères, montrent l'une de ces complications. De tous les Triongulins d'une ponte un grand nombre périt, ce qui constitue une perte de substance et d'énergie.

La plupart des auteurs s'accordent pour admettre que le développement des larves de Sphégiens exige une proie vi-

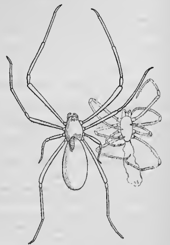


Fig. 38. — *Clubiona* sp. avec larve jeune de *Polysphincta* sp. L'araignée vient de muer ; un fragment de mue reste fixé au point d'attache de la larve parasite.

vante et que la paralysie provoquée par le venin a précisément pour effet de supprimer des mouvements dangereux, tout en conservant une chair fraîche. En fait, la chenille para-

lysée meurt parfois, et sa mort n'a aucune répercussion fâcheuse sur le développement.

Bien mieux, le développement s'effectuerait de la même

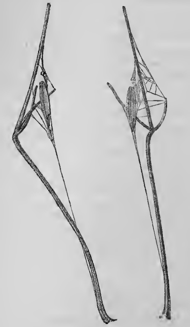


FIG. 39. — Cocon de *Polysphincta* sp., vu de deux côtés, après sortie de l'imago par l'extrémité supérieure.

manière si la victime n'était pas paralysée. C'est ce que prouve le comportement des *Polysphincta*, Ichneumonides qui pondent sur des Araignées vivantes et actives. L'œuf éclos, la larve se fixe à sa victime et demeure ainsi, à l'air libre. L'Araignée

va et vient, tisse sa toile, capture des proies, tout en conservant son parasite sur le dos (fig. 38). Même, l'Araignée peut muer sans que la larve de *Polysphincta* soit rejetée : un lambeau de mue demeure attaché au niveau des crochets de la larve, ainsi que je l'ai constaté (fig. 38).

L'étude de cette larve m'a également procuré l'occasion d'examiner la fabrication d'un cocon à forme géométrique définie. Ce cocon (fig. 39) a la forme d'un solide à quatre pans, comparable dans l'ensemble à un fuseau. Et, précisément, la larve construit d'abord un fuseau dans lequel elle se trouve étroitement serrée ; elle se recourbe alors et détermine ainsi deux dièdres opposés ; elle continue de filer, passe et repasse constamment dans le dièdre situé devant elle, si bien que la ligne d'intersection devient un cordage épais. Lorsque la larve change de position, son dos se trouve tout naturellement engagé et maintenu dans l'angle formé : elle renforce de la même manière la ligne d'intersection opposée. La larve se trouve alors dans une loge aplatie ; elle se retourne encore, refoule les deux faces et détermine mécaniquement deux nouveaux dièdres, qu'elle fixe par le même procédé. Les quatre faces ne sont pas nécessairement égales. Rien n'incite la larve à construire un cocon exactement symétrique ; la forme géométrique elle-même ne corespond à aucune nécessité. D'ailleurs, bien d'autres larves de *Polysphincta* construisent un cocon tout différent.

J'ai également étudié les phénomènes d'orientation et de reconnaissance des lieux chez une Ammophile et chez *Polistes gallica*. Chez *Ammophila heydeni*, le processus est manifestement double. D'une part, il faut admettre une mémoire musculaire. L'Insecte revient vers le nid en prenant le contre-pied du chemin suivi à l'aller, aucun repère extérieur ne peut le guider. Mais cette mémoire musculaire ne le mène pas jusqu'au nid ; la reconnaissance de celui-ci dépend d'une mémoire topographique locale, intéressant les alentours immédiats du nid ; une modi-

fication, même légère, apportée à ces alentours, déroute complètement l'Ammophile qui s'éloigne et erre jusqu'à ce que les lieux aient repris leur aspect accoutumé.

Quant aux Polistes, elles reconnaissent évidemment aussi les abords du nid, mais elles reconnaissent le nid lui-même. Si on procède à un échange, elles n'acceptent pas le nouveau nid et s'éloignent. Dès qu'elles retrouvent leur nid déplacé, elles recommencent aussitôt à l'approvisionner comme auparavant, l'emplacement n'a, pour elles, aucune importance. Ces constatations sont en opposition formelle avec les affirmations de J. H. Fabre, mais en accord avec celles de Ferton sur les Osmies.

Suivant les conceptions courantes, l'instinct, stimulus interne, conduit l'animal à se comporter toujours de la même manière, le comportement fut-il absurde en certaines circonstances. Or, mes expériences avec les Araignées du groupe des Epéirides mettent en évidence des variations incontestables du comportement. Ces variations n'ont peut être pas toujours une évidente utilité, elles se produisent toujours en fonction des circonstances. *Argiope bruennichi* et *Araneus diadematus*, comme la plupart des Epéirides, se précipitent sur les proies qui se prennent dans leur toile, les enveloppent rapidement dans une tresse serrée de soie, les mordent et s'éloignent ; elles reviennent et mangent. Parfois, l'ordre des événements est renversé, la proie est d'abord saisie, mordue, puis enveloppée, parfois dévorée sans enveloppement. Ces changements, constatés *chez le même individu*, surprennent d'autant plus qu'on ne sait pas, au premier abord, leur déterminisme. Mais en renouvelant les essais, on constate que le procédé dépend rigoureusement de la nature des proies. Une Abeille est toujours enveloppée, puis mordue, une Eristale d'abord mordue puis enveloppée, un Papillon est d'abord mordu, quelquefois enveloppé, quelquefois immédiatement dévoré. Ces différences tiennent à deux causes distinctes. L'Eristale qui se débat, vibre sur une note plus aiguë

que l'Abeille, ses vibrations sont plus rapides et plus violentes ; lorsque l'Araignée la saisit avec ses pattes de devant, il se produit une traction assez forte qui détermine la flexion des pattes ; en conséquence, la proie se trouve amenée au contact des chélicères et ce contact déclenche la morsure. Le Papillon provoque le même résultat par un mécanisme différent: l'Insecte s'agite peu et vibre trop lentement pour provoquer chez l'Araignée le réflexe d'enveloppement.

Quant aux influences qui entraînent l'Araignée à manger tout de suite au lieu d'attendre, elles sont fort complexes et je ne puis les développer ici. L'essentiel n'est-il pas, d'ailleurs, de montrer que le comportement de ces Araignées, leur instinct, est constamment lié aux conditions actuelles et varie avec ces conditions. On montrerait, au surplus, que ce comportement est infiniment plus complexe qu'il ne convient : l'enveloppement ou la morsure sont inutiles. Certaines Araignées, du reste, telle que *Zilla x-notata* se bornent à mordre.

Les Agélénides montrent des variations du même ordre. Tantôt l'Araignée saisit la proie qui tombe et l'emporte dans son gîte, tantôt elle la mord, puis se retire aussitôt, revient à la charge, s'éloigne encore et continue ainsi, paraissant agir avec une extrême prudence, jusqu'à ce que la victime, ayant reçu une morsure efficace, cesse de bouger ; à ce moment, l'Araignée la saisit et l'emporte. Ces manifestations de « prudence » apparente se produisent avec les proies relativement volumineuses et n'ont aucun rapport avec le fait que ces proies pourraient utiliser un aiguillon ou tout autre moyen de défense. Un Acridien de petite taille, tel qu'un *Stenobothrus* parfaitement inoffensif, détermine cette manière de faire. Elle dépend, en somme de ce que les chélicères de l'Araignée n'ont pas prise solide sur la proie ; celle-ci se débat violemment et les secousses qu'elle imprime à la toile provoquent le recul de l'Araignée. Celle-ci une fois un peu éloignée est ramenée par le même mouvement, et cela dure ainsi jusqu'à ce que la proie, blessée, se remue moins fortement. Les conditions actuelles mènent donc l'Arai-

gnée d'une façon exclusive ; elle ne reconnaît nullement et n'apprécie pas la valeur de proies qu'elle n'a jamais vues. Sensible aux vibrations, elle leur obéit passivement.

Ceci n'est pas une simple interprétation. A l'aide d'un diapason, j'ai reproduit les diverses phases du comportement d'une Araignée venant vers une proie, s'arrêtant avant de l'atteindre, commençant à l'envelopper ou l'enveloppant entièrement ; *Argiope bruennichi* se prête facilement à ces essais, et rien n'est plus significatif que de voir cette Araignée entourer d'un large ruban de soie l'extrémité des branches d'un diapason. D'autres espèces m'ont fourni des résultats concordants ; toutes, je pense, répondraient également aux excitations de cet ordre. Toutes cependant ne répondent pas de la même manière à toutes les vibrations ; les Tégénaires, notamment, souvent repoussées par un diapason vibrant à 435 V.D. (*la* $_3$), sont attirées par un diapason vibrant à 256 V. D. (*ut* $_3$)

Grâce à ce mode expérimental, j'ai réussi à décomposer en partie le comportement des Araignées, et à pousser assez loin son analyse. L'ensemble de ce comportement n'est qu'une série de reflexes indépendants, et tels que l'on peut déclencher l'un quelconque d'entre eux sans déclencher les autres. Par exemple, si l'on attire plusieurs fois de suite une Argiope avec le diapason, un moment vient où elle ne répond plus à l'excitation et demeure immobile au milieu de sa toile, le tropisme ne joue plus et la mise en marche (tactisme) non plus ; or, si on place alors le diapason au voisinage immédiat, presque au contact de l'Araignée, celle-ci se met à envelopper de soie les branches de l'instrument : le réflexe d'enveloppement n'est donc pas inhibé. Au surplus, n'avons-nous pas constaté que, suivant les proies, l'Araignée procède ou non à l'enveloppement avant de piquer sa proie.

Tous ces faits concordants, rapprochés d'autres faits constatés chez d'autres animaux, permettent d'apercevoir les grandes lignes d'une théorie rationnelle de l'instinct. En prenant les Araignées pour exemple, nous voyons l'animal

constamment dominé par les influences extérieures, les vibrations mécaniques en la circonstance. Les vibrations provoquent une série de mouvements qui se succèdent sans se déterminer, et leur enchaînement étroit ne laisse place à aucune autre influence. Au point de départ, se trouve le stationnement de l'Araignée sur une toile (1) ; les vibrations de cette toile amènent l'Araignée au contact du corps vibrant, et ce contact provoque ou la capture immédiate ou l'enveloppement ; à l'enveloppement fait suite la morsure. Tous ces réflexes se succèdent, de telle sorte que l'antécédent place l'Araignée dans les conditions qui déclenchent le suivant. Mais ces conditions sont quelconques par rapport aux conditions générales de la vie ; elles ne sont d'ailleurs pas toujours les mêmes ; les réflexes ne se succèdent pas nécessairement toujours de la même manière et aucun d'eux n'est, en principe, indispensable.

Outre l'« instinct » chez les Arthropodes, j'ai été conduit à examiner l'« instinct maternel » chez les Mammifères. Les résultats de mon étude concordent avec les précédents, en ce sens qu'ils montrent l'organisme lié aux conditions actuelles, indépendamment de tout « stimulus interne », au sens mystique du mot. Ces observations mettent en évidence le rôle des « états physiologiques », qui ne sont pas plus négligeables chez les Mammifères que chez les Arthropodes. Il existe des périodes pendant lesquelles les femelles de Mammifères subissent l'attraction des nouveaux-nés. Ces périodes ne sont pas spéciales aux femelles pleines, car des femelles vierges en période de rut subissent les mêmes attractions. Chez les Souris pleines, on voit l'attraction s'exercer de plus en plus nettement à mesure que la gestation avance ; ces femelles vont vers les souriceaux nouveau-nés, suivant qu'elles sont plus voisines du moment de la mise bas, elles les flairent simplement ou les emportent.

L'état physiologique qui établit ainsi une relation étroite

(1) Dont il est facile de démontrer l'inutilité.

entre femelles et nouveau-nés dépend vraisemblablement de la sécrétion des corps jaunes. Les faits impliquent cette conclusion ; par contre, ils excluent les hypothèses purement gratuites tendant à expliquer l'instinct maternel par l'avantage que les parents retireraient des soins donnés à leur progéniture.

Parmi tous ces comportements, certains ont évidemment l'apparence d'actes réfléchis et donnent l'impression de l' « intelligence » qui s'opposerait à l'« instinct ». En fait, l'opposition n'existe pas ; elle n'existe, en tout cas, que dans la fréquence des conditions. Et peut être appelons-nous instinct tout comportement correspondant à des conditions exceptionnelles, sans qu'il y ait vraiment entre les deux de différence fondamentale. Telle est, en effet, la conclusion à laquelle j'ai été conduit par les considérations et les faits qui suivent.

L'opposition entre instinct et intelligence paraît frappante dans un très grand nombre de cas. L'un semble se ramener à une série de mouvements coordonnés, toujours les mêmes, immédiatement parfaits, ne réclamant aucun apprentissage et indépendants des contingences. L'autre semble étroitement lié aux circonstances, se modifier avec elles et se perfectionner grâce à des essais successifs. En comparant des animaux dits supérieurs à des animaux dits inférieurs, — des Vertébrés, plus spécialement l'Homme, à des Invertébrés, — on constate une différence frappante. Cette constatation ne serait-elle pas une illusion et n'opposerions-nous pas simplement un animal constamment observé dans des conditions analogues et habituelles à un animal observé dans des conditions exceptionnelles ? En cette dernière occurence, l'animal choisit-il entre plusieurs alternatives ou se comporte-t-il d'une certaine manière, toujours la même pour lui et ses pareils dans des circonstances analogues.

Les faits nous dirigent vers cette dernière conclusion. Une Pie avait résolu le problème d'enlever un morceau de viande

dans la bouche d'un Chat ; elle tournait plusieurs fois autour de lui, puis se précipitait brusquement sur sa queue : pendant que le Chat se retournait, la Pie sautait sur la viande et s'enfuyait. J'ai cru, pendant longtemps, à une invention strictement individuelle et je penchais à admettre un raisonnement assez compliqué parvenant d'emblée à la perfection. Mais un jour, j'appris qu'une autre Pie, à l'autre extrémité de la France, avait résolu le même problème de la même façon, non plus avec un Chat, mais avec un Busard : les circonstances analogues ont déterminé un comportement tout à fait semblable.

Or, quiconque a observé et réfléchi se rend vite compte qu'il s'agit là de phénomènes constants. Des chiens, étrangers les uns aux autres, procèdent de la même manière dans des circonstances semblables. En toute occasion, il s'agit d'une manœuvre immédiatement conçue au moment même où les circonstances se présentent ; elle est exécutée séance tenante, sans éducation préalable, sans essais préliminaires, sans hésitation. Exécutée par un homme, nous verrions dans cette manœuvre le résultat d'une véritable délibération, d'un choix effectué entre plusieurs manœuvres possibles, après examen des inconvénients et des avantages, en vue d'un but à atteindre. Supposons-la exécutée par un Insecte, nous hésitons à parler d'Intelligence et nous pensons à l'Instinct.

Cependant, entre la manœuvre de la Pie et celle d'un Sphex, il ne paraît y avoir d'autre différence essentielle que le caractère exceptionnel des circonstances qui provoquent la première et le caractère habituel des circonstances qui provoquent la seconde. Suivant toute vraisemblance, Instinct et Intelligence désignent deux apparences d'un même processus fondamental dont le substrat matériel est le système nerveux. Les voies de conduction s'enchaînent anatomiquement et physiologiquement de diverses manières, plus ou moins nombreuses et complexes. Sous l'influence de circonstances données, l'excitation suit un chemin déterminé, il se peut qu'elle n'en

puisse suivre qu'un ou qu'elle en suive un plus facilement qu'un autre ; il se peut qu'elle en puisse suivre plus d'un et que, des circonstances analogues étant données, des animaux de même espèce se comportent différemment en fonction d'incidences extrêmement légères. Entre les trois éventualités toutes les transitions sont possibles et marquent les passages qui réunissent en un seul tout « instinct » et « intelligence ».

VII.

Influence du milieu ; l'Évolution

1. La Sexualité.

(Nos 139, 217.)

Le déterminisme du sexe et la signification de la sexualité dominent actuellement les préoccupations de nombreux naturalistes. Sans avoir réalisé à ce sujet d'expériences personnelles, je me suis efforcé de me faire une opinion, fondée sur la lecture des différents mémoires parus.

Touchant le déterminisme du sexe, les tendances actuelles attribuent une importance, qui paraît au moins excessive, à l'existence de certaines parties du noyau. Suivant toutes probabilités, la constitution du noyau traduit celle de la cellule entière et celle-ci dépend de ses relations avec le milieu (1). En ne considérant que le noyau, les naturalistes supposent, implicitement, que l'organisme se meut dans le vide ; ils prennent probablement l'effet pour la cause.

Quant à la signification de la sexualité, elle se dégage très clairement de tout un ensemble d'expériences. Suivant une conception classique, la fécondation provoquerait un rajeunissement ; elle s'intercalerait d'une manière nécessaire dans le cycle évolutif de tous les organismes. Ceux d'entre eux qui se multiplient par voie agame ne pourraient le faire indéfiniment. Les cultures expérimentales faites de divers côtés prouvent l'inexactitude de ce point de vue, puisque les générations agames se succèdent indéfiniment dans certaines conditions. La sexualité semble donc véritablement inutile, parfois même elle paraît être vraiment nuisible ; quelle que soit la

(1) Les travaux les plus récents, postérieurs aux publications que je résume ici, sur les chromosomes impliquent nettement cette conclusion.

cause de son apparition, elle ne saurait avoir donné prise à un travail de sélection.

2. Influence du milieu.

(Nos 112, 113, 117, 123, 124, 211.)

L'influence du milieu, plus exactement l'interaction du complexe organisme milieu se fait sentir en toute occasion. Elle n'est pas toujours perceptible quant à son mécanisme ; mais elle apparaît par ses effets. Comment expliquer, par exemple, que certains animaux à déplacement actif se localisent d'une façon assez étroite? Tel un Lépidoptère, *Zygoena occitanica*, qui, dans certaines régions, ne descend pas dans le fond de la vallée alors que sa plante nourricière y pousse abondamment ?

Des faits de ce genre doivent nous rendre très prudents dans l'interprétation des phénomènes de variation. A la suite de de Vries, plusieurs naturalistes ont admis que l'organisme renferme un certain nombre de « caractères » préformés, qui s'extériorisent ou deviennent latents sous des influences quelconques, et sans qu'il y ait aucun rapport entre l'influence agissant et la nature du caractère. C'est là une affirmation sans aucune preuve car, en aucune occasion, les observateurs n'ont pris soin de préciser les conditions extérieures.

Les différences des conditions du milieu se font parfois sentir dans un très étroit espace. Dans une même galle de Cirse déterminée par un Diptère, *Urophora macrura*, les diverses larves ne sont pas soumises à des influences identiques de nutrition, d'humidité ; à plus forte raison en sera-t-il ainsi si les larves habitent des galles distinctes. Il en résulte que les éclosions s'échelonnent sur un grand espace de temps, qui peut être d'une et même de deux années. Ces éclosions retardées n'ont pas d'autres signification ; elles n'offrent aucun avantage à l'espèce ; elles lui feraient plutôt courir quelques risques : ici encore la sélection n'a pu intervenir.

Les conditions extérieures déterminent aussi le déplacement des organismes, leur changement de milieu. Il n'y a pas lieu de s'arrêter à l'idée, développée par Cuénot, que les organismes seraient attirés par les « places vides ». Pour peu que l'on observe, on constate que la dispersion des êtres n'est en rien liée à l'existence d'espaces inoccupés. Dans une même région, les organismes s'accumulent jusqu'à pléthore, tandis qu'ils délaissent d'autres régions. La Vigne et le Chêne suffisent à peine à nourrir leurs hôtes nombreux.

D'ailleurs, si les déplacements des animaux sont actifs, ils ne sont pas volontaires. Ces animaux font partie d'un ensemble dont les composants, indissolublement liés, exercent les uns sur les autres une action physico-chimique. Cette action se traduit, en particulier, par des répulsions ou des attractions, c'est-à-dire par des déplacements. Il suffit d'un peu d'ombre et de lumière, d'un courant d'eau, d'une variation de température pour entraîner les organismes ici ou là ; la vacuité n'exerce aucune action de ce genre.

3. L'Adaptation ; l'Évolution.

(Nos 97, 104, 135, 141, 150, 153, 219, 220, 230, 234, 235, 241, 247, 250.)

L'interaction permanente de l'organisme et du milieu permet de comprendre l'ensemble des phénomènes caractéristiques des êtres vivants.

Quand on part de la substance vivante, de sa constitution et de son fonctionnement, on est forcément conduit à voir en elle une émanation du milieu, avec lequel elle conserve des relations étroites. Tout le métabolisme s'ensuit et, par suite, l'évolution individuelle des organismes. Suivant que les deux parties d'une masse de substance vivante seront amenées, en fonction des conditions actuelles, à se séparer ou à demeurer unies, l'organisme restera monocellulaire ou deviendra pluricellulaire.

En cette dernière occurence, toute une ontogénèse suivra,

qui se déroulera sans le concours de «facteurs» surajoutés à l'organisme et purement hypothétiques. Lorsqu'on suit la segmentation d'un œuf et la formation des premières phases larvaires, on aperçoit sans peine cette constante interaction, et c'est uniquement par elle que l'on rend compte des processus. Dire qu'un « facteur » de développement détermine une cavité, comme l'avance HAGEDOORN, c'est fournir une explication purement verbale. Tandis que montrer comment les divers blastomères ne cessent d'interagir les uns avec les autres et avec le milieu et comment, en conséquence de cette interaction, ils se disposent d'une certaine manière, déterminant une cavité, c'est demeurer étroitement au contact des faits, sans faire appel à aucune hypothèse qui ne soit vérifiable.

De même, la reproduction des individus ne constitue pas un fait nouveau dans la vie des organismes. Elle prolonge en quelque mesure la segmentation, car toute cellule du corps est, en principe, capable de reproduire l'individu tout entier. L'étude comparative des divers modes de reproduction ne permet pas d'établir entre eux de séparations tranchées; tous se ramènent au phénomène général de multiplication cellulaire. Il n'y a que les modalités dont il convienne d'étudier le déterminisme dans chaque cas particulier.

La reproduction conduit à l'Hérédité, à la Variation et à l'espèce, sur lesquelles j'ai précédemment insisté.

Les organismes ne vivent pas constamment dans les mêmes conditions ; attirés ou repoussés par les incidences externes, ils changent de milieu. Alors, se pose pour eux la question de l' « *adaptation* ». Que faut-il entendre par ce terme? Les naturalistes entendent généralement un processus morphologique, qui met en concordance avec la conformation — et le fonctionnement — le mode d'existence. La concordance est, pour eux, évidente; leur embarras commence quand ils cherchent com-

ment elle s'établit. Les uns admettent un processus de sélection, favorisant la survivance des conformations et des fonctionnements les meilleurs ; les autres admettent que l'organisme se moule sur les conditions d'existence, d'autres, enfin, pensent que les organismes éprouvent un changement préalable et cherchent ensuite le milieu adéquat à ce changement (préadaptation) : aucune de ces solutions ne satisfait au problème ; du point de vue morphologique, l'adaptation n'existe pas, la concordance n'est qu'une illusion. On s'en convainc aisément si l'on examine les faits d'anatomie comparée, non pas simplement en mettant en regard des individus ou des organes, sans s'occuper des conditions d'existence, mais en rapprochant les conformations et le mode de vie. On constate alors que des conformations semblables se rencontrent dans des conditions différentes, et inversement. C'est ainsi que les Oiseaux à pieds palmés ne sont pas spécifiquement aquatiques et que tous les Oiseaux aquatiques n'ont pas tous les pieds palmés.

En réalité, l'*adaptation* est un processus essentiellement physiologique. Elle réside dans l'établissement, entre le milieu et l'organisme, d'échanges qui permettent à celui-ci de survivre. Il en résulte un état constitutionnel déterminé. Cet état peut avoir un contre-coup morphologique, mais alors la morphologie n'intervient pas au point de départ ; elle peut intervenir secondairement, portant obstacle aux échanges et provoquant ou la disparition de l'organisme ou un nouveau système d'échange, c'est-à-dire une nouvelle adaptation. De même, quand un organisme subit une déformation morphologique d'origine mécanique, cette déformation n'est pas une adaptation ; c'est un fait local qui peut se répercuter sur les échanges et nécessiter une adaptation. Les dispositions anatomiques entrent donc en ligne de compte et l'on doit dire que l'organisme constitue un système anatomo-physiologique.

Ces considérations trouvent une application immédiate dans le cas des organismes qui ont deux modes d'existence successifs — vie larvaire ou fœtale d'une part, vie adulte d'autre part.

Le passage des premières conditions aux secondes n'implique pas que les échanges resteront compatibles avec l'existence ; le système anatomo-physiologique, dans un cas, ne permet pas nécessairement un fonctionnement satisfaisant dans l'autre cas.

Dans l'établissement des systèmes d'échanges, le milieu n'exerce pas un pouvoir absolu de transformation ; l'organisme entre pour une part égale : la nature des échanges ou les dispositions morphologiques ne sont jamais qu'une résultante.

Du point de vue morpholgique, il est très difficile d'établir une hiérarchie et de dire si tel organisme est mieux ou plus mal adapté que tel autre. Nous en jugeons surtout d'après notre commodité personnelle. Nous estimons, par exemple, qu'un animal aquatique, qui a des branchies, est mieux adapté que celui qui doit venir respirer à l'air libre. En fait, nous constatons uniquement des différences. Chacune de ces dispositions résulte, nécessairement, du système d'échanges établi entre l'organisme et le milieu. Mais ce système d'échanges n'est pas forcément le meilleur possible, il est simplement suffisant ; De même, la constitution morphologique qui lui correspond ne correspond pas forcément aux conditions de vie ; par rapport à elles, elle est quelconque. J'en ai fourni de nombreux exemples, choisis parmi les faits les plus classiques, et d'autres résultent de mes recherches. Celui des larves de Cassides est particulièrement net. A l'extrémité de l'abdomen, ces larves portent une sorte de fourche à laquelle s'accrochent les mues successives. Chez un certain nombre d'espèces, les excréments rejetés par l'anus s'accumulent sur ces mues (V. fig. 35), chez d'autres, les excréments tombent sur le sol et les mues demeurent à nu (V. fig. 36). On a fait toutes sortes d'hypothèses pour trouver l'utilité de cette « adaptation » si curieuse. On a négligé l'essentiel, qui est d'étudier comparativement les larves tant au point de vue anatomique qu'au point de vue mode d'existence. J'ai précédemment indiqué où est la

différence anatomique ; il faut redire ici que ces diverses larves vivent *rigoureusement* dans les mêmes conditions ; on rencontre parfois les unes et les autres sur la même plante. Il ne s'agit donc pas d'adaptation meilleure ou pire ; toutes ces larves vivent et les adultes se reproduisent ; manifestement leur conformation est quelconque par rapport à leurs conditions d'existence.

En définitive, pour qu'un organisme persiste, il faut et il suffit que sa conformation ou le fontionnement de ses organes *ne soit pas nuisible*. Aisément, on fait une liste d'animaux ou de plantes dont la survie est une véritable gageure et qui donnent bien l'impression d'être à la limite même de la possibilité de vivre. Tels sont, notamment, les Insectes à vie libre et dépourvus de bouche, qui ont juste le temps de se reproduire avant de mourir, si nul accident n'intervient. Alors se dégage avec force l'idée que les organismes qui survivent ne sont pas les mieux « adaptés », mais tous ceux dont les échanges ne sont pas absolument empêchés ; les autres disparaissent. C'est ce que l'on exprime en disant que la sélection ne conserve pas uniquement les meilleurs, mais supprime simplement le pire.

L'évolution s'effectue ainsi dans des directions quelconques. Les conformations qui apparaissent ne sont ni supérieures, ni inférieures ; elles sont. Et l'on ne peut tirer aucun argument des complications anatomiques pour établir un classement chronologique des organismes. Même, l'idée que les Protozoaires ont donné naissance aux Métazoaires ne repose sur aucune donnée solide. La différence qui sépare ces deux groupes d'organismes est strictement morphologique ; tous ont exactement les mêmes fonctions, qui s'effectuent de manière très analogue. La substance vivante, en effet, possède les mêmes propriétés essentielles chez tous les organismes, sinon elle ne serait pas substance vivante ; ce n'est pas d'une propriété nouvelle que peut dépendre l'établissement de complications anatomiques. Elles dépendent du fait qu'après division les deux parties

d'une masse de substance vivante demeurent accolées au lieu de se séparer. Mais ce n'est là qu'une variation secondaire, liée à des conditions accessoires du milieu. Le fait a pu se produire aussi bien dès les premiers temps de l'existence de la substance vivante ; et les Métazoaires ont pu se développer parallèlement aux Protozoaires.

C'est une conséquence nécessaire de la conception physiologique de l'adaptation et de l'évolution.

VIII.

Varia.

Nos 2, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 16, 17, 18, 52, 57, 58, 67, 105, 109, 110, 111, 115, 120, 154, 162, 173, 183, 190, 197, 202, 209, 229, 239, 242, 244.)

Outre les divers travaux dont je viens de donner une analyse succincte, j'ai étudié quelques autres questions. Pour quelques-unes, je me suis borné à un exposé de mise au point ; pour quelques autres, j'ai fait un exposé critique ; pour d'autres, enfin, il s'agit de recherches personnelles.

Je mentionnerai brièvement l'*Atlas d'Histologie Normale* que j'ai publié en commun avec Monpillard et qui était, à l'époque, une innovation. Il comprend 50 planches photographiques trichromes représentant des préparations soigneusement faites et empruntées aux divers tissus des Vertébrés. L'ouvrage débute par une introduction à l'histologie, exposé théorique de l'origine et des processus des différenciations.

Les recherches faites par divers expérimentateurs sur la culture des tissus m'ont suggéré un rapprochement avec les expériences de R. Marie sur la production d'adénomes rénaux. Ces expériences se ramènent à une culture de tissu rénal dans le rein lui-même. On peut donc se demander si les tumeurs n'ont pas pour origine l'isolement d'une partie d'organe, soit par envahissement conjonctif, soit par traumatisme.

Les circonstances m'ont conduit à faire des recherches d'histologie pathologique sur le système nerveux, notamment sur les lésions spinales chez les paralytiques généraux. Ces lésions ne sont pas toujours superposables à celles du tabès ; elles n'intéressent pas exactement les mêmes cordons médullaires. Les différences sont, parfois, assez sensibles.

Les événements de guerre m'ayant appelé à prendre du service dans un hôpital militaire parisien, j'ai eu l'occasion d'étudier différents cas de tétanos tardif chez des blessés ayant reçu une ou deux injections de sérum. L'essentiel de mes observations a été réuni dans un court mémoire.

Sous la poussée des mêmes événements, j'ai été amené à examiner la guerre au point de vue biologique, comme manifestation d'une lutte pour l'existence et de la persistance du plus apte. Au moyen d'exemples précis, et envisageant dans son ensemble l'activité des organismes, j'ai montré que la force, en tant que telle, ne régit nullement les relations des êtres entre eux, qu'elle est toujours relative et que le plus fort peut devenir le plus faible. Très souvent, la disparition d'un organisme tient à des circonstances où la compétition n'a rien à voir. Il faut d'ailleurs remarquer qu'à côté de l'antagonisme existe l'association. Nul n'est donc fondé d'établir son droit sur la force brutale.

Je signalerai enfin, pour mémoire, divers comptes-rendus critiques parus dans les *Archives générales de Médecine* et la *Revue des Idées* ; ma collaboration régulière à la *Revue du Mois*, puis à la *Revue philosophique*, pour la critique des ouvrages biologiques et le mouvement biologique en général.

TROISIÈME PARTIE

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS

1889

1. L'appendice caudal chez l'homme. *Le Naturaliste.*

1895

2. Glandes closes et sécrétions internes. *Feuille des Jeunes Naturalistes.*

1896

3. Sur l'origine endodermique des vaisseaux sanguins. *Société de Biologie*, 28 novembre.

1897

4. Dégénérescence vitrée du myocarde dans l'infection protéique. (Avec J. DE NITTIS.) *Soc. de Biol.*, 10 juillet.
5. La constitution du système nerveux; ses applications à la psycho-physiologie. *F. J. N.*, 1er janvier.
6. La division cellulaire. *F. J. N.*, 1er mai.
7. Note sur l'appareil circulatoire d'un Poulet omphalocéphale. *Soc. de Biol.*

1898

8. Sur un cas de paralysie générale juvénile avec lésions tabétiques des cordons postérieurs. (Avec A. JOFFROY.) *Archives de Neurologie*, juillet.

9. Essai de Tératologie. Embryologie des Poulets omphalocéphales. Thèse de Doctorat ès-sciences. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.*
10. Contribution à l'étude des lésions spinales postérieures dans la paralysie générale. (Thèse de Doctorat en médecine).

1899

11. Tuberculose pulmonaire et mélancolie. (Avec H. Dufour.) *Société anatomique.*
12. Tératologie végétale. *F. J. N.*

1900

13. Sur le parablaste et l'endoderme vitellin du blastoderme de Poule. *C. R. Acad. Sci.*
14. Blastoderme de Poule sans embryon (Anidiens). *Bibliographie anatomique.*
15. De l'influence de la congélation sur le développement de l'œuf de Poule. *C. R. Acad. Sci.*
16. Camille Dareste ; son œuvre. *Bibl. anat.*
17. Le poumon, d'après les travaux récents. *Arch. générales de médecine.*
18. Atlas d'histologie normale. (Avec Monpillard.) 50 planches trichromes, précédées d'une Introduction à l'Histologie. Paris, Carré et Naud.
19. Qu'est-ce qu'une anomalie? *F. J. N.*
20. Anomalie symétrique héréditaire des deux mains. Brièveté d'un métacarpien. (Avec Klippel.) *Gaz. hebd. de Méd. et Chir.*
21. Les formations hypophysaires chez les Cyclopes. *Soc. de Biol.*
22. Etude embryologique de l'Ourentérie et de la Cordentérie, types monstrueux nouveaux se rattachant à l'Omphalocéphalie. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*
23. La végétation désorientée, processus tératologique. *C. R. Acad. Sci.*
24. Du rôle de l'amnios dans les déplacements oculaires. *Soc. de Biol.*

25. Des différenciations hétérotopiques, processus tératologiques. *C. R. Acad. Sci.*

26. Premier développement de l'encéphale et de l'œil des Cyclopes. *Soc. de Biol.*

27. L'œuf et l'individu. *Revue encyclopédique.*

28. La régénération et la cicatrisation au point de vue du développement embryonnaire. *Arch. gén. de méd.*

1901

29. Fragments de tératologie générale : l'arrêt et l'excès de développement. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique,* t. XXXIV.

30. Etude anatomique et tératogénique d'un fœtus atteint d'anomalies multiples. (Avec Guieysse.) *Bibliogr. anat.*

31. Embryon de Poulet sternopage. *Bibliogr. anat.*

32. Genèse des Spina-bifida. *Arch. gén. de méd.*

33. Les fossettes olfactives des Cyclopes. *Soc. de Biol.*

34. Formation de l'œil des Cyclopes. *Soc. de Biol.*

35. Formation des yeux des Cébocéphales. *Soc. de Biol.*

36. Evolution morphologique de l'encéphale des Cyclopes. *Soc. de Biol.*

37. Conception générale de la monstruosité. *Revue de l'Ecole d'Anthropologie.*

38. Adhérences amniotiques chez un embryon monstrueux. *Soc. de Biol.*

39. Caractères généraux des processus tératologiques. Processus primitifs, processus consécutifs. *C. R. Acad. Sci.*

40. La théorie tératologique de la formation des tumeurs. *Arch. gén. de méd.*

41. Le déterminisme expérimental et l'individalité du germe. *Rev. éc. Anth.*

1902

42. Recherches embryologiques sur les Cyclocéphaliens. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.,* 1901-1902.

43. Les caractères anatomiques et la genèse des Spina-bifida. *Médecine moderne.*

44. Agents pathogènes et agents tératogènes. *C. R. Acad. Sci.*
45. Les états pathologiques et les états tératologiques. *Bulletin de la Société philomathique de Paris.*
46. Remarques sur les œufs de Poule monstrueux. *F. J. N.*
47. Un cas de dédoublement observé chez l'embryon. *Bibl. anat.*

1903

48. Fragments de tératologie générale : l'union des parties similaires. *Bull. Sci. Fr. Belg.*
49. Anormaux et dégénérés. *Revue de Psychiâtrie.*
50. L'atavisme et les phénomènes tératologiques. *Revue Scientifique.*
51. Maladie et Variation. *Arch. gén. méd.*
52. Biologie générale et Anthropologie générale. *Rev. éc. Anth.*
53. Essai sur la Symélie. *Bull. Soc. Phil. Paris.*
54. Fœtus humain paracéphalien hémiacéphale. *J. de l'Anat. et de la Phys.*
55. Ectopie intra-thoracique des viscères abdominaux par brièveté primitive de l'œsophage. *Société d'obstétrique de Paris*
56. Sur une forme rare d'hémimélie radiale intercalaire. (Avec Klippel.) *Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière.*
57. Un cas d'association du tabès à la paralysie générale. (Avec A. Joffroy.) *Revue neurologique.*
58. Lexique de Cytologie. *F. J. N.*

1904

59. Les stigmates anatomiques de la dégénérescence mentale. *Rev. éc. Anth.*
60. L'évolution des idées en Tératologie : l'embryologie anormale. *Rev. sci.* (Traduit en polonais dans *Wszechswiat*, 5. XXIII.)
61. Observations sur les manifestations mentales chez les Oiseaux. *Bulletin de l'institut général psychologique.*

62. Les Corrélations embryonnaires au point de vue de l'embryologie générale. *Revue des Idées.*
63. Etude anatomique et considérations morphogéniques sur un exencéphalien proencéphale. (Avec ANTHONY.) *Bibl. anat.*
64. La brièveté primitive de l'œsophage et l'ectopie intrathoracique de l'estomac et du foie. *Bull. Soc. phil. Paris.*
65. Nature de la Pseudencéphalie. *Soc. de Biol.*
66. L'attitude des Pseudencéphaliens. *Soc. de Biol.*

1905

67. La sécrétion interne du testicule. *Arch. gén. méd.*
68. Rôle de l'amnios dans les productions congénitales. *Arch. gén. méd.*
69. Le système nerveux et le développement embryonnaire. *Revue des Idées.*
70. Le Génie et la folie. *Rev. éc. Anth.*
71. Le Génie et les théories de M. Lombroso. *Rev. des Idées* (2e édition, 1 vol. de *Hommes et Idées*, 1908).
72. Pathogénie de la Pseudencéphalie et de l'Anencéphalie (Méningite fœtale). *Nlle Icon. Salpêt.*
73. Sur l'Autotomie. *Rev. des Idées.*
74. Monstres doubles et larves géantes. *Rev. des Idées.*
75. Hérédité et dégénérescence. *Journal de Psychologie.*
76. Etudes anatomiques sur les Monstres composés. I Chat monocéphalien déradelphe. *Bull. Soc. Phil. Paris.*

1906

77. Méningite fœtale et Spina-bifida. *Arch. gén. méd.*, 1906.
78. Un cas d'hémimélie thoracique. (Avec KLIPPEL). *Rev. éc. Anth.*
79. Anomalie de la 2e circonvolution pariétale. *Rev. éc. Anth.*
80. La question des caractères acquis. *Rev. des Idées.*
81. Les maladies du fœtus et leur répercussion sur le développement. *Polytechnia.*

82. Etudes anatomiques sur les monstres composés. II. Hétéradelphe bitrachéal. *Bull. Soc. Phil. Paris.*

83. L'autoadaptation des embryons monstrueux et la tendance à l'anomalie. *C. R. Acad. Sci.*

84. La forme du crâne et le développement de l'encéphale. *Rev. éc. Anth.*

85. Spina-bifida tératologique et spina-bifida pathologique. *Association Française pour l'Avancement des Sciences.*

86. Sur la signification des monstres doubles parasitaires. *A. F. A. S.*

1907

87. Origine et transformation de la notion de dégénéré. *Rev. éc. Anth.*

88. Tératologie. (In *Pratique de l'Art des Accouchements de* P. Bar).

89. Discussion sur le mode de formation de l'Omphalocéphalie. *Anatomischer Anzeiger.*

90. Anomalies de régénération et anomalies de développement chez *Asteracanthion rubens. A. F. S. A.*

91. Sur la nature des relations entre la rétine et le cristallin. *Zoologischer Anzeiger.*

1908

92. Les phénomènes respiratoires et les corrélations physiologiques chez l'embryon d'Oiseau. *Bull. Soc. Phil.*

93. Sur la variation périodique du nombre des Insectes. *F. J. N.*

94. L'action de la lumière sur les Gentianées. *F. J. N.*

95. A propos d'un têtard monstrueux d'*Alytes obstetricans. F. J. N.*

96. L'œuf et le milieu. *Rev. des Idées.*

97. L'évolution tératologique. *Revista di Scienze* (*Scientia*).

98. Les tendances actuelles de la Tératogenèse. *Revue du Mois.*

99. Recherches expérimentales sur l'action de la compression mécanique intervenant au cours de l'Ontogenèse des Oiseaux. *Arch. für Entwickelungsmechanik der Organismen.*

100. La position et l'orientation de l'embryon de Poule sur le jaune. *Arch. zool. exp. et générale.*

101. La théorie de la mutation, d'après M. de Vries. *Rev. des Idées.*

101. *bis.* Le Génie et les théories de M. Lombroso. (Voir n° 71.)

102. Note sur un procédé embryoscopique applicable aux œufs d'Oiseaux. *C. R. Société scientifique de Varsovie.*

1909

103. Sur l'éthologie et les parasites de *Larinus leuzeœ* Fab. var. *stehelinœ* Bedel. *F. J. N.*

104. Un problème de l'évolution, d'après Vialleton. *Rev. des Idées.*

105. Alfred Giard. *Bibliog. anat.*

106. Sur *Lina populi* parasitée par *Meigenia bisignata. F. J. N.*

107. Sur l'homochromie de la chenille de *Lycœna astrarche. Bulletin de la Société entomologique de France.*

108. Notes critiques sur les mœurs des Pompiles. *Bull. Sci. Fr. Belg.*

109. La crise du Transformisme, suivant Le Dantec. *Rev. des Idées.*

110. Lamarck, fondateur du transformisme, et la crise du transformisme. *Rev. éc. anth.*

1910

111. L'anthropométrie des criminels. *Rev. sci.*

112. La dispersion verticale de *Zygœna occitanica* et la notion de milieu. *F. J. N.*

113. Le milieu et les mutations. *Rev. du Mois.*

114. Notes biologiques sur *Monodontomerus dentipes*, parasite de *Z. occitanica. Bull. Soc. ent. Fr.*

115. Les principes biologiques de l'évolution sociale, d'après R. Worms. *Bull. Soc. Anth.*

116. L'éthologie de *Larinus leuzeœ* et de sa variété *L. stehelinœ.* (Note complémentaire.) *F. J. N.*

117. Influence du milieu sur l'organisme, et l'éducation. Conférence faite à la Sorbonne pour *La Grande semaine des Ecoles maternelles.*

1911

118. L'orientation des nids de la Processionnaire du Pin (*Thaumatopœa pityocampa*). Conditions éthologiques. *F. J. N.*
119. Les plantes à piquants. *Biologica.*
120. L'encéphale d'un homme fossile. *Rev. du Mois.*
121. Insectes aquatiques et Anthropomorphisme. *Rev. du Mois.*
122. Note pour servir à l'étude psychologique du Mimétisme. *F. J. N.*
123. Le Transformisme et l'expérience. 1 vol. *Nouvelle collection scientifique.* Paris, Alcan, 312 p. et 12 figures.
124. Le déterminisme des changements de milieu. *Bull. Sci. Fr. Belg.*
125. Le peuplement des cavernes et le comportement des êtres vivants. *Biologica.*
126. Le déterminisme de l'isolement des larves solitaires. *C. R. Acad. Sci.*
127. Notes biologiques sur *Myeloïs cribrella. Bull. Soc. ent. Fr.*
128. Sur les monstres Paracéphaliens et Acéphaliens. *C. R. Acad. Sci.*

1912

129. Le Mendélisme chez l'Homme. *L'Anthropologie.*
130. Le mécanisme de la variation des races. *Biologica.*
131. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. I. *Olethreutes oblongana* dans les capitules de *Dipsacus sylvestris. Bull. Sci. Fr. Belg.*
132. Parasitisme et homochromie. (Notes préliminaires.) *Arch. zool. exp. et gén.*
133. Ethologie de la larve d'*Œdemera nobilis. Bull. Soc. ent. Fr.*
134. Notes biologiques sur *Larinus vittatus* et sa larve. *F. J. N.*
135. Lamarckisme et Mendélisme. *Bull. Sci. Fr. Belg.*

136. Le comportement des larves parasitées. *Bull. Soc. phil. Paris.*
137. Monstres et malades. *Biologica.*
138. Cancer, Hérédité, Immunité. *Biologica.*
139. Le déterminisme du sexe. *Rev. du Mois.*
140. L'inefficacité d'un moyen de défense. *F. J. N.*
141. Les préadaptations en Sociologie. *Arch. de Sociologie de l'institut Solvay. Bull.* nº 21.
142. Monstre double céphalopage. *Biologica.*
143. La culture des tissus. *Biologica.*
144. Qu'est-ce que le Mimétisme? *Rev. du Mois.*

1913

145. La cryptocécidie du Ver des noisettes et la signification biologique des galles. *C. R. Acad. Sci.*
146. Sur l'habitat de *Sibynia indigena. Bull. Soc. ent. Fr.*
147. La question des moyens de protection. *F. J. N.*
148. Accouplement et ponte des *Larinus. Bull. Soc. ent. Fr.*
149. La cryptocécidie de *Balaninus nucum. Revue Scientifique du Bourbonnais.*
150. Adaptation et évolution. *Biologica.*
151. L'instinct de l'isolement chez les Insectes. *Année Psychologique.*
152. Notes biologiques sur *Balaninus nucum. F. J. N.*
153. L'origine du parasitisme. *Biologica.*
154. Genèse des tumeurs et culture des tissus. *Biologica.*
155. Papillon capturé par une fleur. *Bull. Soc. ent. Fr.*

1914

156. Etude expérimentale d'un Instinct. *C. R. Acad. Sci.*
157. Recherches sur la télégonie. *C. R. Acad. Sci.*
158. La Télégonie. *Biologica.* (Traduit en anglais dans *Journal of Heredity*, 1914.)
159. Sur le parasitisme externe des Braconides. (Avec Picard). *Bull. Soc. ent. Fr.*

160. Notes biologiques sur *Minella chalybeata* parasite de *Cassida deflorata*. (Avec W.-R. Thompson.) *Bull. Soc. ent. Fr.*

161. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. II. *Myeloïs cribrella* et quelques autres chenilles des capitules de Carduacées. *Bull. Sci. Fr. Belg.*

162. Les inconnus de la thérapeutique (à propos d'un livre récent sur les Inconnus de la Biologie). *Rev. du Mois.*

163. Sur la signification de la cryptocécidie de *Balaninus nucum*. *Rev. sci. du Bourb.*

164. Etude expérimentale de l'Instinct. *Journal de Psychologie.*

165. La Tératogenèse, 1 vol. de l'*Encyclopédie scientifique*, Paris, Doin, 360 pages et 98 figures.

166. Sur une anomalie héréditaire des membres postérieurs chez la Souris. *Soc. de Biol.*

1915

167. Sur une variation héréditaire spéciale au sexe mâle : les Souris grises blanchissant. *Soc. de Biol.*

168. L'éthologie des Insectes (Allocution présidentielle). *Bull. Soc. ent. Fr.*

169. Remarques préliminaires sur le comportement de la larve d'*Agromyza œneiventris*. *Bull. Soc. ent. Fr.*

170. Nouvelles observations sur le comportement de *Thaumatopœa pithyocampa*. *An. Soc. ent. Fr.*

171. Sur un cas de ressemblance mimétique sans valeur protectrice. *Bulletin de la Société zoologique de France.*

172. L'imprégnation maternelle ; à propos des viols allemands. *Rev. Sci.*

173. Sur le Trypétide gallicole des réceptales d'*Inula viscosa*. *Bull. Soc. ent. Fr.*

174. Notes sommaires sur la biologie des Cassides : I. Le mode de ponte et d'alimentation. *Bull. Soc. ent. Fr.*

175. Notes sommaires sur la biologie des Cassides : 1. Le cycle évolutif, les mœurs et le paquet d'excréments. *Bull. Soc. ent. Fr.*

176. Etude d'un cas de Polysyndactylie. (Avec Klippel.) *N^lle Iconog. de la Salpêt.*

177. Sur quelques réflexes des Orthoptères acridiens. *Soc. de Biol.*

178. Le dégorgement réflexe chez les Orthoptères acridiens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*

1916

179. L'accouplement d'un mâle décapité de *Mantis religiosa. Bull. Soc. ent. Fr.*

180. Le phénomène de la « simulation de la mort ». *Soc. de Biol.*

181. Les phénomènes embryonnaires et la phylogenèse. *Scientia.*

182. Les races physiologiques de *Mus musculus* et l'uniformité des hybrides de première génération. *Soc. de Biol.*

183. Tétanos tardif ayant entraîné des déformations des membres. (Avec Phocas.) *Bulletin de l'Académie de Médecine.*

184. Sur une race stable de Souris jaunes ; sa genèse, sa signification. *Soc. de Biol.*

185. Production d'une race intermédiaire et stable par croisement entre Souris. *Soc. de Biol.*

186. Etudes sur les malformations congénitales des membres. (Avec Klippel.) N^lle *Iconog. de la Salpêt.*

187. Généralité du réflexe d'immobilisation chez les Arthropodes. *Soc. de Biol.*

188. Nature et mécanisme de l'immobilisation réflexe des Arthropodes. *Soc. de Biol.*

189. Immobilisation reflexe et immobilité simple chez les Arthropodes. *Soc. de Biol.*

190. La biologie et la guerre. *Rev. Sci.*

191. Les chenilles parasitées de *Zygæna occitanica. Bull. Sci. Fr.-Belg.*

192. La simulation de la mort chez les Vertébrés. *Bull. Soc. zool. Fr.*

1917

193. Essai sur la vie et la mort des espèces. *Bull. Sci. Fr.- Belg.*
194. La vie et la mort des espèces. *Scientia.*
195. Les défenses de l'organisme et la persistance des espèces. *Revue Philosophique.*
196. L'immobilisation réflexe des Arthropodes et des Vertébrés. *Revue générale des Sciences.*
197. Qu'est-ce que la Biologie humaine? *Rev. Sci.*
198. La valeur de l'espèce dans la biologie contemporaine. *Rev. Phil.*
199. Sur les Hyménoptères parasites des oothèques d'Orthoptères. *Bul. Soc. ent. Fr.*
200. Dominance et récessivité chez les Souris « luxées ». *Bull. Soc. zool. Fr.*
201. Les grandes lignes d'une théorie physiologique de l'hérédité. *Soc. de Biol.*
202. Notice sur Félix Le Dantec. *Bull. Biol. Fr.-Belge.*
203. L'instinct paralyseur des Hyménoptères vulnérants. *C. R. Acad. Sci.*
204. Note sur l'Instinct de *Mellinus arvensis* et ses rapports avec celui des autres Sphégiens. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*
205. L'immobilisation réflexe des Arthropodes par renversement simple. *Bull. Soc. zool. Fr.*
206. Rôle des divers ganglions nerveux dans l'immobilisation réflexe. *Bull. Soc. zool. Fr.*

1918

207. Les fondements d'une théorie de l'hérédité. *Rev. Phil.*
208. Esquisse d'une théorie physiologique de l'hérédité. *Rev. Phil.*
209. La guerre au point de vue biologique. *A. F. A. S.*
210. La panachure du pelage et les phénomènes héréditaires chez les Souris. *Bull. Soc. zool. Fr.*
211. Eclosions retardées d'*Urophora macrura*, diptère gallicole. *Bull. Soc. ent. Fr.*

212. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. III. *Pontania proxima* dans les galles des feuilles de Saules. *Bull. Biol. Fr.-Belge.*

213. Note sommaire sur l'adaptation chromatique des Thomisides. *Bull. Soc. zool. Fr.*

214. Sur le régime alimentaire de *Schizophyllun mediterraneum. Bull. Soc. zool. Fr.*

215. La lumière et le comportement des organismes. *Bull. Biol. Fr.-Belge.*

1919

216. Observations et expériences sur *Ammophila heydeni. Bull. Soc. Zool. Fr.*

217. Evolution et sexualité. *Scientia.*

218. L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*

219. Recherches sur l'Hérédité et la Variation ; étude expérimentale et théorie physiologique. *Suppléments au Bull. Biol. Fr.-Bel.* Supplément I. 316 pages.

220. Le domaine et la méthode de la biologie générale. *Rev. Phil.*

221. Greffe animale et Genèse des tissus. *Rev. du Mois.*

222. Documents pour l'étude des rapports de l'intelligence et de l'instinct. *Année Psychologique.*

223. Deuxième note sommaire sur l'adaptation chromatique des Thomisides. *Bull. Soc. zool. Fr.*

224. Influence du vent sur le vol des Lépidoptères. *Bull. Soc. zool. Fr.*

1920

225. Préscience et causes actuelles dans l'Instinct. *Scientia.*

226. Note sommaire sur la biologie des Cassides III. La formation du paquet stercoral. *Bull. Soc. ent. Fr.*

227. Reconnaissance du nid et des lieux chez les Insectes. *Journal de Psychologie.*

228. L'immobilisation réflexe et l'« instinct » de la simulation de la mort. *J. de Prysh.*

229. Notice sur Yves DELAGE. *Bul. Soc. zool. Fr.*

1921

230. Eléments de biologie générale, 1 vol. 450 pages et 51 figures Paris. Alcan.
231. L'instinct paralyseur des Araignées. *C. R. Acad. Sci.*
232. Variations de l'instinct et leur déterminisme chez diverses Araignées. *C. R. Acad. Sci.*
233. Contribution à l'étude de l'instinct : comportement de quelques Araignées. *Journ. de Psych.*
234. L'adaptation et l'évolution (deux articles). *Rev. Phil.*
235. L'adaptation et l'instinct des Cassides. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*
236. Influence des vibrations mécaniques sur une Araignée. (*Tetragnatha extensa*). *C. R. Soc. biol.*
237. L'Instinct maternel chez les Mammifères. *Bul. Soc. zool. Fr.*
238. L'Hérédité. 1 vol. de la *Collection Armand Colin.*
239. La vie intime et l'action des Sociétés savantes. Allocution présidentielle. *Bul. Soc. zool. Fr.*
240. Tropismes et tonus musculaire. *C. R. Acad. Sci.* et *Journal de Psychologie.*
241. Sur le malentendu entre Sociologues et Biologistes. (*Institut français d'Anthropologie*). *L'Anthropologie.*
242. Notice sur Adrien Dollfus. *Bul. Soc. zool. Fr.*
243. Le comportement des « Polysphincta », ichneumonides parasites des Araignées (avec J. L. Lichtenstein). *Bull. Biol. Fr.-Belg.*

1922

244. Traditionnalisme et Sociétés savantes. Allocution présidentielle. *Bul. Soc. Zool. Fr.*
245. Notes sur le comportement de *Rielia manticida.* Protoctrypide parasite des oothèques de Mantes. *Bul. Soc. zool. Fr.*
246. Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées. *Année Psychologique.*
247. L'adaptation et l'évolution (3e article). *Rev. Phil.*

248. Les Tropismes, *Revue scientifique.*

249. Le contraste entre le régime alimentaire des larves et celui des adultes chez les Insectes. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*

250. L'adaptation et l'évolution 1 vol. de la collection de *Synthèse scientifique.* Chiron, édit. (sous presse).

En outre : Notes et comptes rendus divers dans les *Archives générales de médecine*, la *Revue des Idées*, la *Revue du Mois*, la *Revue Philosophique*, *Biologica.*

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

DEUXIÈME PARTIE

TROISIÈME PARTIE

Imprimerie des *Presses Universitaires de France*. Paris. — 30.816.